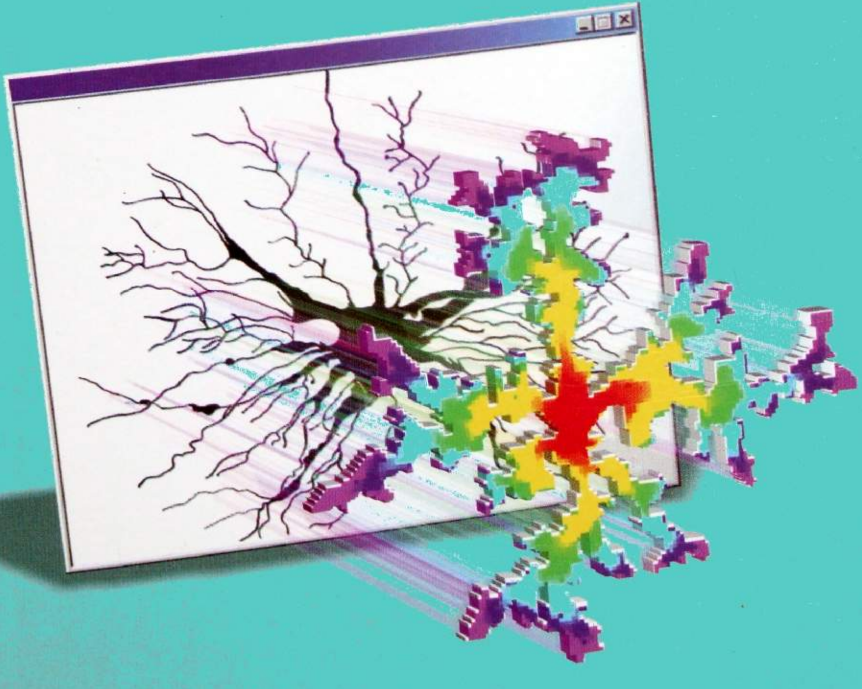
В.В. Исаева, Ю.А. Каретин,

А.В. Чернышев, Д.Ю. Шкуратов

ФРАКТАЛЫ И ХАОС В БИОЛОГИЧЕСКОМ МОРФОГЕНЕЗЕ



Владивосток
2004

Институт биологии моря ДВО РАН

В.В. Исаева, Ю.А. Каретин,
А.В. Чернышев, Д.Ю. Шкуратов

ФРАКТАЛЫ И ХАОС
В БИОЛОГИЧЕСКОМ МОРФОГЕНЕЗЕ

Владивосток
2004

ББК

Монография состоит из двух частей, первая представляет собой адаптированное для биологов и иллюстрированное изложение основных идей нелинейной науки (нередко называемой синергетикой), включающее фрактальную геометрию, теории детерминированного (динамического) хаоса, бифуркаций и катастроф, а также теорию самоорганизации. Во второй части эти идеи рассматриваются применительно к биологическим системам и биологическому формообразованию; представлены собственные данные о фрактальной структуре и проявлениях хаоса на уровне клеток, надклеточных систем и организма многоклеточных животных.
Предназначено для биологов, интересующихся применением подходов междисциплинарной нелинейной науки в биологии и общими закономерностями процессов самоорганизации в неживых и живых системах.

Утверждено к печати Ученым советом Института биологии моря ДВО РАН

Редактор: академик РАН В.Л. Касьянов

Рецензент: дбн Е.Я. Фрисман

© Институт биологии моря ДВО РАН, 2004

СОДЕРЖАНИЕ

Введение

Часть 1. Основы синергетического подхода
Фрактальная геометрия
Динамический (детерминированный) хаос
Теория бифуркаций и катастроф
Хаотические фракталы природы
Теория самоорганизации

Часть 2. Самоорганизация, фракталы и хаос в биологических системах
Биологическая самоорганизация и моделирование в биологии
Исследования фракталов в биологии
Фрактальная организация клеток и клеточных ансамблей
Фрактальная самоорганизация агрегирующих клеток
Фрактальный хаос в организации нейронов
Фракталы и хаос в организме
    Фракталы и хаос в морфологии гастроваскулярной системы медузы Aurelia
    Формирование хаотических паттернов в онтогенезе медузы Aurelia
    Хаотические фракталы жаберной трахейной системы личинок поденок
Хаос и фракталы в эволюции Metazoa
Топологический дизайн Metazoa

Заключение
Литература

Введение

К концу XX века сменилась научная парадигма и изменилось научное мировоззрение: произошел переход от классической к нелинейной термодинамике, от топологической теории особенностей – к теории катастроф, от однозначного детерминизма – к теории динамического хаоса, от геометрии Эвклида – к фрактальной геометрии Мандельброта. Мир оказался хаотическим, катастрофическим, непредсказуемым, а классические представления об однозначно детерминированном и полностью предсказуемом мире – разрушенными. В изменившейся картине мира однозначная детерминированность стала частным случаем, а предсказуемость – принципиально ограниченной. В прежние времена механических машин наука рассматривала главным образом устойчивость, равновесие, порядок, замкнутые системы и линейные зависимости, переход же к информационным технологиям привел к появлению новых подходов.

Новая обширная область междисциплинарных исследований, которую принято именовать нелинейной наукой, включает нелинейную термодинамику, теорию катастроф, теорию динамического хаоса и фрактальную математику; появились новые великие имена, грандиозные книги и необозримое множество статей. На рубеже веков возникли новые специализированные журналы (Nonlinear World; Nonlinearity; Journal of Nonlinear Science; Physica D. Nonlinear Phenomena; Chaos; Chaos, Solitons and Fractals; Fractals; International Journal of Bifurcation and Chaos и др.*)* и множество сайтов в Интернете. Издано немало популярных книг по теории катастроф, о хаосе и фракталах, некоторые из которых переведены на русский язык; эти предметы уже начинают преподавать в школе: книга “Fractals for classroom” (Peitgen et al., 1992) предназначена для учителей математики.

Это междисциплинарное направление исследований нередко именуется синергетикой (от греч. – «согласованное действие») – такое краткое и удачное название дано в конце 60-х годов прошлого века немецким физиком Германом Хакеном; синергетику определяют также как науку о самоорганизации, т.е. самопроизвольном возникновении пространственной и временной упорядоченности в открытых нелинейных системах (открытыми называются системы, обменивающиеся энергией и веществом с окружающей средой, т.е. существующие и развивающиеся в потоке энергии; нелинейное поведение системы определяется нелинейной зависимостью от переменных, математически описываясь нелинейными уравнениями). Одновременно появление упорядоченных в пространстве и времени структур в открытых нелинейных системах – спонтанное возникновение порядка из хаоса – изучалось в Бельгии физиком и философом русского происхождения Ильей Пригожиным (1917-2003). Его исследования упорядоченных, «диссипативных» структур, возникающих в неравновесных системах в результате нелинейных процессов, были удостоены в 1977 г. Нобелевской премии по физике. Менее известными широкой публике, но не менее важными в формировании нового научного мировоззрения были работы великих математиков XX века: А. Пуанкаре, А.А. Андронова, А.Н. Колмогорова и др.

Системы, исследуемые нелинейной наукой, обычно называют сложными; их свойства не сводимы к свойствам компонентов и проявляют вновь возникающие, или «эмерджентные» (от англ. emerge - возникать) черты. Биологические системы – сложные системы, понимание которых не редуцируемо к основным законам физики и химии, тем не

менее, эти законы выполняют роль ограничителей разнообразия и сложности биологического мира.

В наше время, когда описаны и исследованы сложные явления самоорганизации, перехода от хаоса к пространственно-временной упорядоченности, для биологов было бы неразумным игнорировать данные современной нелинейной науки, ограничиваясь узкопрофессиональным подходом к исследованию своего материала. Выход за эти пределы или хотя бы взгляд в нелинейный мир, широкую область междисциплинарных исследований неизбежно дает лучшее понимание собственных результатов. В России преподавание курсов нелинейной динамики, синергетики, динамического хаоса, фрактальной геометрии проводятся в Московском Физтехе, Московском, Санкт-Петербургском, Дальневосточном, Саратовском, Нижегородском государственных университетах, однако специализированные книги и пособия для биологов практически отсутствуют.

Монография состоит из двух основных частей; первая из них компилятивна и содержит адаптированное для биологов изложение основных идей нелинейной динамики. Вторая часть – обзор применения рассмотренных идей к биологическим системам и моделирования биологических структур и процессов, включающий собственные данные. Книга учитывает психологию большинства биологов, обычно плохо воспринимающих математические формулы: здесь почти нет формул и много иллюстраций.

Авторы очень благодарны за поддержку, помощь и содействие В.Л. Касьянову, Н.В. Касьянову, А.Г.Погодину, Е.В. Преснову, Е.В. Пущиной, С.Д. Степаньянц, Ю.М. Яковлеву, а также Малой Академии Морской Биологии и всем, так или иначе способствовавшим осуществлению нашей работы.

Работа поддержана грантами ДВО РАН, грантами РФФИ и грантом поддержки ведущей научной школы Минпромнауки (НШ 1219.2003.4; рук. В.Л. Касьянов).

Часть 1. ОСНОВЫ СИНЕРГЕТИЧЕСКОГО ПОДХОДА

Фрактальная геометрия

Фрактальная геометрия обязана своим возникновением (в современном виде) Б. Мандельброту и развитию компьютерной техники. Бенуа Мандельброт (Benoit Mandelbrot, во французском произношении – Б. Мандельбро) родился в Варшаве (в 1924 г.), работал во Франции и США, в 1977 г. опубликовал книгу "Форма, случай и размерность", а затем – еще более знаменитую книгу-манифест "Фрактальная геометрия природы" (1983). Термин «фрактал» Мандельброт произвел от латинского корня "fract" (лат. "fractare" – ломать, дробить; "fractus" – расчлененный, разбитый, англ. "fractal" – дробный). Согласно определению Б. Мандельброта, вряд ли понятному большинству биологов, фракталом называется множество, размерность Хаусдорфа-Безиковича которого строго больше его топологической размерности. Говоря проще, фрактал – множество, размерность которого отличается от обычной размерности, называемой топологической и выражаемой целым числом. Б. Мандельброт дает и другое определение: фракталом называется структура, состоящая из частей, которые в каком-то смысле подобны целому. Строгого и исчерпывающего определения фракталов все еще не существует.

Фрактальная структура образуется путем бесконечного повторения (итерации) какой-либо исходной формы во все уменьшающемся (или увеличивающемся) масштабе по определенному алгоритму, т.е. в соответствии с определенной математической процедурой. Этот несложный процесс с обратной связью дает поразительно многообразный морфогенез, нередко подобный созданию природных форм.

Таким образом, фракталы характеризуются самоподобием, или масштабной инвариантностью, т.е. единообразием в широком диапазоне масштабов. Одновременно идеи скейлинга, масштабирования, другими словами, масштабной инвариантности в физике полимеров, а также явлениях просачивания (перколяции) развивал П. де Жен (P. de Gennes).

Как известно, традиционные геометрические объекты имеют целочисленную размерность: линия одномерна, плоская поверхность двумерна, поверхность сферы трехмерна. Фрактальные объекты характеризуются фрактальной, дробной размерностью. Такая размерность была введена Ф. Хаусдорфом (F. Hausdorf, 1919). Если гладкая эвклидова линия заполняет в точности одномерное пространство, то фрактальная линия выходит за его пределы, частично заполняя двумерное, ее размерность - дробная, промежуточная между исходной размерностью линии и двумерного пространства, в котором идет морфогенез фрактала. Например, фрактальная линия берега имеет размерность между 1 и 2; фрактальная поверхность (горный рельеф, облако) - размерность между 2 и 3.

Исследование фракталов было связано с практической задачей измерения береговой линии. Один из способов определения фрактальной размерности (D) в связи с этой задачей иллюстрируется рис. 1, изображающим береговую линию Норвегии (Федер, 1991). Фрактальная структура (в данном случае - линия берега) заключается в сеть квадратов все меньшего размера.

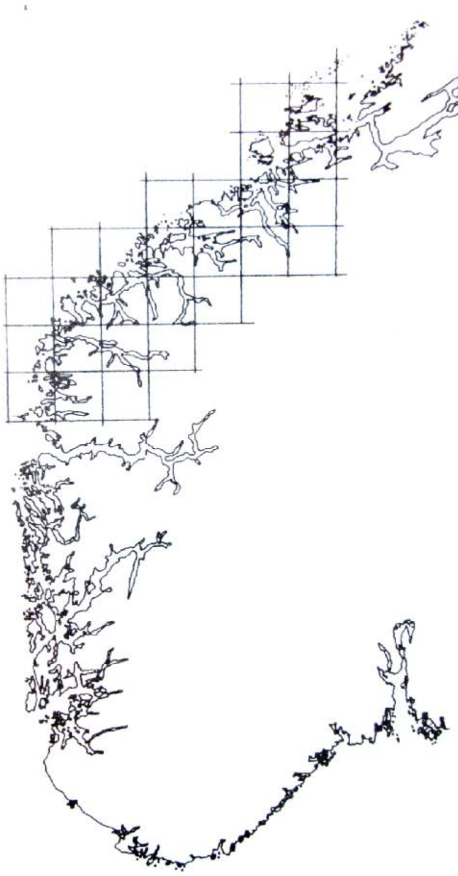


Рис. 1. Определение размерности береговой линии Норвегии (Федер, 1991)

N (L) - число квадратов со стороной L, необходимых для покрытия фрактальной структуры. График двойного логарифма от N (L) как функции от L имеет угловой коэффициент, равный D

$$\mathbf{D = \lim_{(L \rightarrow 0)} \frac{\ln N(L)}{\ln L}}$$

Оказалось, что такие измерения с использованием фотоизображений и карт разного масштаба дают в итоге близкие к инвариантным значения D. Фрактальная размерность изрезанного фиордами побережья Норвегии характеризуется значением D около 1,5. Для менее изрезанной береговой линии Англии значение D оказалось равным приблизительно 1,3.

Еще один способ определения фрактальной размерности: вокруг каждой точки структуры проводится окружность радиуса R;

$$\mathbf{L \approx a\,(R/a)^{D},}$$

где L - расстояние по прямой; a - размер звена ломаной
D - фрактальная размерность.

Упрощенно можно представить фрактальную размерность как отношение длины измеряемого контура к длине мерки. Фрактальная размерность является показателем, мерой заполнения пространства фрактальной структурой.

Предшественники современной фрактальной геометрии: К. Вейерштрасс (K. Weierstrass), Ф. Хаусдорф (F. Hausdorf), Г. Кантор (G. Cantor), Дж. Пеано (G. Peano), Г. Жюлиа (G. Julia), Х. Кох (Helge von Koch), В. Серпиньский (W. Sierpinski) в конце XIX - начале XX веков создали первые представления и графические образы структур, названных впоследствии фрактальными. Эти классические примеры фракталов помогают уяснить их сущность.

Построение дискретного множества Г. Кантора проводится таким образом: из исходного отрезка выбрасывается интервал (одна треть), и эта операция повторяется бесконечно (рис. 2). Фрактальная размерность (топологический инвариант) фрактальной множества Кантора

$D = \ln 2 / \ln 3 \approx 0,63$

Множество Кантора можно рассматривать в качестве простейшей модели филогенеза: исходный отрезок – предок, следующие за ним – потомки; каждая итерация – этап эволюционной дихотомии, распада одной популяции или вида на два (Green, 1991).

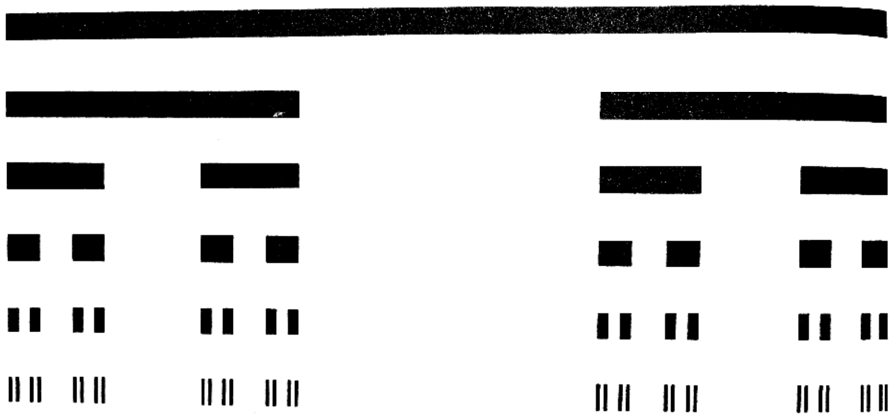


Рис. 2. Множество Кантора

Весьма наглядны такие линейные геометрические фракталы, как линия Кох и "снежинка", образуемая замкнутой линией Кох (рис. 3, 4), генерация которых определяется ломаной линией, заменяющей за один шаг все отрезки фигуры, и треугольник Серпинского (рис.5), имеющий фрактальную размерность $D = \ln 3 / \ln 2 \approx 1,58$.

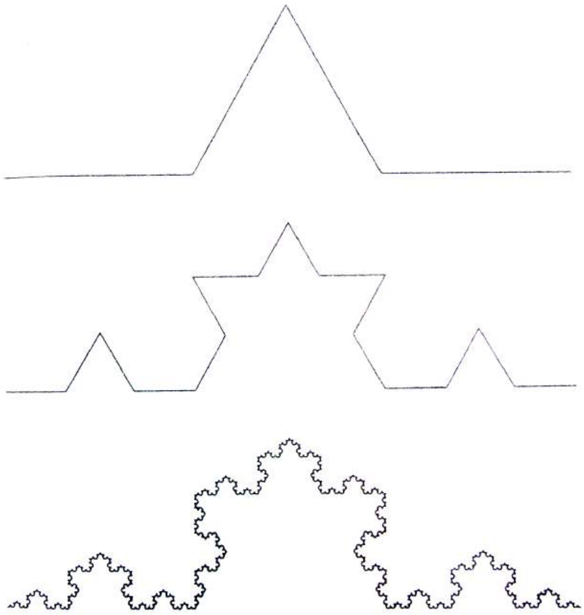


Рис. 3. Построение кривой Кох

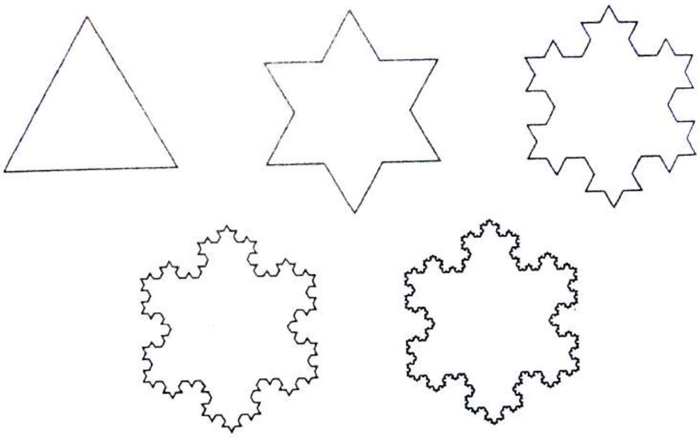


Рис. 4. Построение снежинки Кох

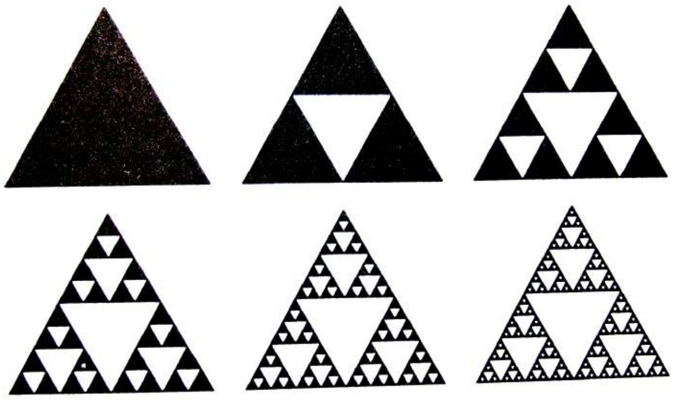


Рис. 5. Построение треугольника Серпинского

Фрактальная размерность - топологический инвариант каждой фрактальной структуры, особый вид симметрии - как бы симметрия фрактала относительно масштаба.

Итак, фрактальная линия выходит за пределы одномерного пространства, вторгаясь в двумерное, ее размерность - дробная, промежуточная между исходной размерностью линии и двумерного пространства, в котором идет морфогенез фрактала. Точно так же фрактальная плоскость частично выходит в трехмерное пространство; теоретически мыслим и выход трехмерной поверхности в результате ее фрактализации в пространство высшей размерности (West et al., 1999).

Фрактальными (точнее, квазифрактальными) оказались, помимо береговой линии, многие другие природные структуры и процессы: реки с их притоками, молнии, раскаты грома, поверхность гор, облаков, распределение галактик, солнечная активность и т. д. (Mandelbrot, 1977, 1983; Юргенс и др., 1990; Федер, 1991; Пайтген, Рихтер, 1993). Окружающие нас естественные ландшафты формируются как результат динамического хаоса природных процессов. Фрактальность природных объектов доказывается возможностью построения весьма правдоподобных компьютерных ландшафтов виртуального мира по простым фрактальным программам, в которых подобие реальности достигается рандомизацией, некоторой степенью нерегулярности путем введением случайных чисел. Так, при построении желаемой поверхности виртуальных ландшафтов, с невысокими сглаженными холмами или же гор с остроконечными скальными пиками, применяется метод случайного – в определенных пределах, определяющих степень гладкости ландшафта – смещения средней стороны треугольников, на которых разбивается плоскость (Дьюдни, 1987; Юргенс и др., 1990).

Помимо виртуальных ландшафтов, применение относительно простых компьютерных программ дает возможность создания сложных, иногда фантастически красивых образов, развертывающихся в виртуальном пространстве и претерпевающих бесконечные метаморфозы. Однако фракталы могут быть и невзрачными, например, хлопьевидные, зернистые, волокнистые и т. п. структуры и агрегаты.

Самоподобие фрактальных структур как результат итерации функции с обратной связью (самореферентная обратная связь) определяет связь ближнего (локального) и дальнего (глобального) порядков и дает возможность сжатого математического описания структур и процессов, еще недавно недоступных такому описанию и пониманию.

Множества Жюлиа (рис. 6)-и Мандельброта (рис. 7-10) – нелинейные, квадратичные фракталы, комплексные динамические системы, генерируемые бесконечным повторением (итерацией) алгебраических функций или систем функций, причем значение вычисленной функции при следующей операции подставляется как аргумент. Простые математические правила порождают самоподобное относительно нелинейных преобразований, весьма сложное формообразование – это означает, что в основе сложных структур и процессов могут лежать простые правила.

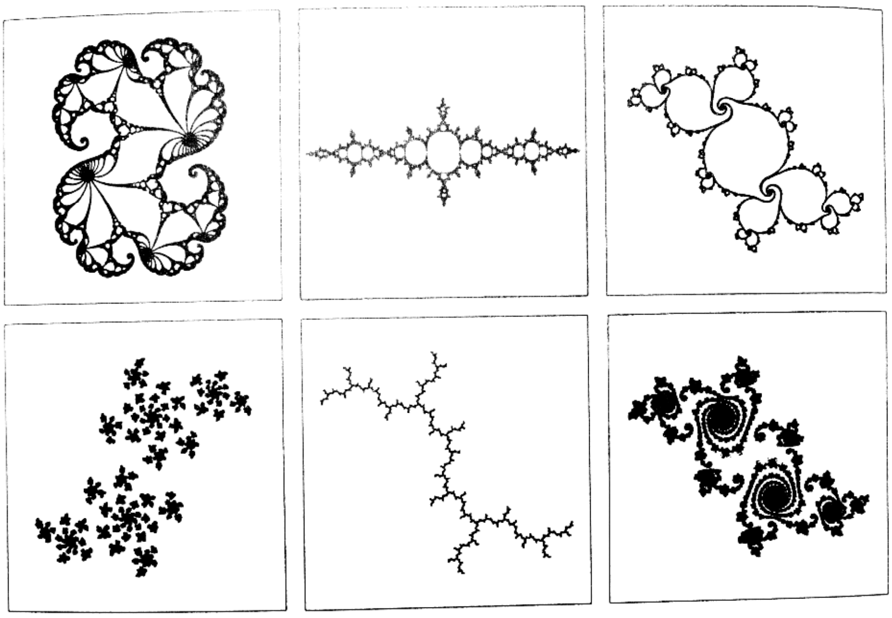


Рис. 6. Примеры множеств Жюлиа (Пайтген, Рихтер, 1993)

При генерации этих множеств используется простой алгоритм на основе полинома второй степени:

$(z^2 + c)^2 + c$,

где переменная z и константа c – комплексные числа, состоящие из действительной и мнимой частей (мнимая часть содержит множитель i: квадратный корень из -1). Затем полученное значение последовательно подставляется в эту же формулу как z:

$[(z^2 + c)^2 + c]^2 + c$

и т. д.

Наиболее сложный и интересный фрактальный объект – множество Мандельброта.

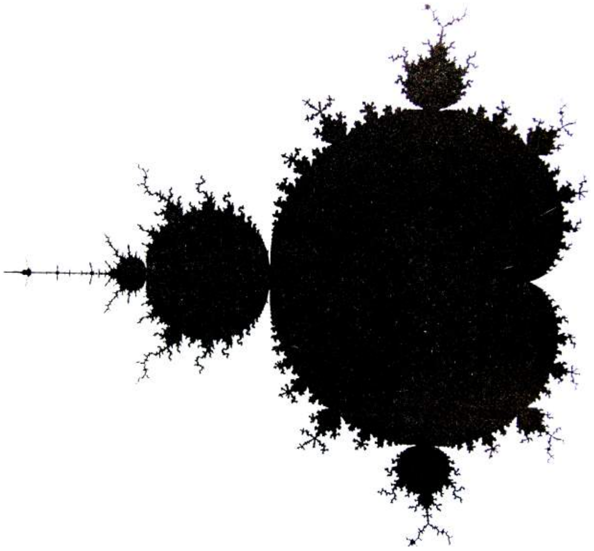


Рис. 7. Множество Мандельброта (Mandelbrot, 1983)

Полученные числа отображаются точками на координатной плоскости и экране компьютера, где формируется пространственно-временной образ множества. Компьютер, последовательно вычисляющий значения этих чисел, используется подобно микроскопу, обеспечивая возможность увеличения части изображения за счет дальнейших вычислений компьютера с постоянным уменьшением масштаба. При этом наблюдается воспроизведение одной и той же основной структуры множества Мандельброта (которую разные авторы именуют по-разному: пряничный человек, сердце, черный карлик: рис. 7) с появлением множества копий в разных масштабах, но без полного повторения окружающих структур, без строгого самоподобия, с развертыванием бесконечных вариаций и появлением весьма нетривиальных картин (рис. 8-10). Множество Мандельброта оказывается и вместилищем изображений множеств Жюлиа.

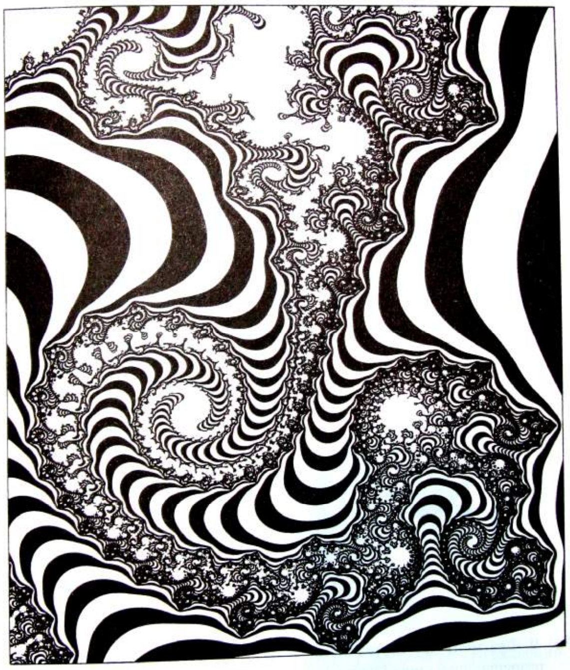


Рис. 8. Фрагмент множества Мандельброта (Пайтген, Рихтер, 1993)

Рис. 9. Фрагмент множества Мандельброта , полученный с увеличением разрешающей способности компьютера (Пайтген, Рихтер, 1993)

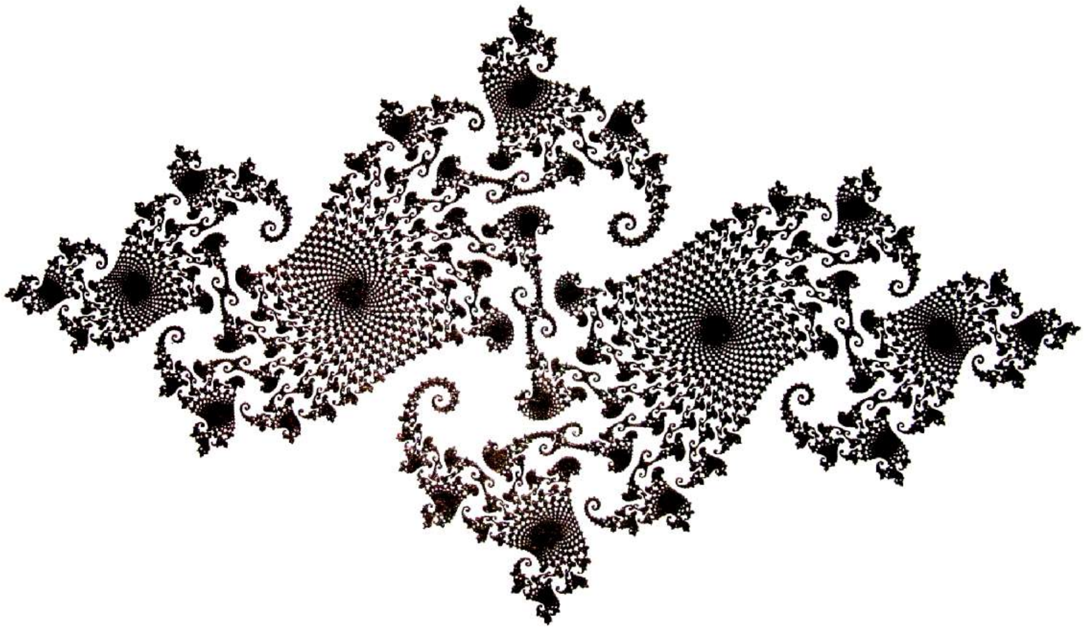


Рис. 10. Фрагмент множества Мандельброта при большем разрешении (Пайтген, Рихтер, 1993)

Таким образом, простой алгоритм построения раскрывается при бесконечном повторении как генератор разнообразных причудливых форм, причем некоторые из них напоминают биологические и эффектно выглядят даже в черно-белом статичном

изображении, получаемом при последовательных «увеличениях» с помощью компьютера (рис. 8-10). Разумеется, множество Мандельброта эффектнее развертывается на экране компьютера при использовании таких программ, когда в зависимости от скорости изменения значений чисел различные области окрашиваются в разные цвета. Основная черная фигура (рис. 7) – это множество точек, не выходящих за ее пределы (точек-«пленников»). На границах множеств точек-«пленников» и точек-«беглецов» располагаются множества Жюлиа и наблюдается наиболее разнообразный морфогенез.

Таким образом, сложные формы, нередко напоминающие биологические, могут быть созданы при использовании простого рекурсивного (с обратной связью) алгоритма, выполняющего роль генетических правил.

Итак, фрактальная геометри – геометрия природы, и окружающий нас мир наполнен фракталами, красота или невзрачность которых поддается сжатому математическому описанию и моделированию с использованием простого рекурсивного, с обратной самореферентной связью алгоритма, выполняющего роль генетических правил при построении компьютерных фракталов.

Самоподобие, связь локального и глобального порядков делают фракталы сходными с голограммами, каждая часть которых несет целостное изображение, и биологическими морфогенетическими полями (Sheldrake, 1981).

Фрактальная геометрия – геометрия динамического хаоса. Фрактальная геометрия и нелинейная хаотическая динамика тесно связаны, однако эти разделы науки развивались порознь, и их связь и тем более единство еще не полностью установлены. Итак, переходим к рассмотрению динамического хаоса.

Динамический (детерминированный) хаос

В классической равновесной термодинамике мерой хаоса служила энтропия. Понятие энтропии введено Клаузиусом. Цитируем два первых закона термодинамики в формулировке Р. Клаузиуса (R. Clausius, 1865; по: Пригожин, Стенгерс, 1986):

Die Energie der Welt ist konstant (Энергия мира постоянна);

Die Entropie der Welt strebt einem Maximum zu (Энтропия мира стремится к максимуму).

Изолированные системы вследствие линейных термодинамических процессов эволюционируют к стационарному состоянию максимальной энтропии и неупорядоченности. Второй закон термодинамики описывает мир как непрерывно деградирующий, сползающий от порядка к молекулярному хаосу и тепловой смерти.

В последние десятилетия XX века возникло новое понимание хаоса. Динамический, или детерминированный хаос нелинейных динамических систем – это не хаос, обычно понимаемый как полная дезорганизация и случайность событий; современные представления о хаосе в какой-то мере приближаются к исходным древнегреческим: «хаос» как беспредельная неупорядоченная масса, из которой возникло все существующее.

Динамический (детерминированный) хаос – сложное непредсказуемое поведение детерминированной нелинейной системы. Оказалось, что простые системы (иногда – вызывающе простые модельные системы), состоящие из малого числа компонентов и детерминированные правилами, не включающими элементов случайности, могут проявлять случайное поведение, достаточно сложное и непредсказуемое, причем случайность носит

принципиальный, неустранимый характер. Такого рода случайность, непредсказуемость развития системы понимается как хаос.

Детерминированный хаос сочетает детерминированность и случайность, ограниченную предсказуемость и непредсказуемость и проявляется в столь разных явлениях как кинетика химических реакций, турбулентность жидкости и газа, геофизические, в частности, погодные изменения, физиологические реакции организма, динамика популяций, эпидемии, социальные явления (например, курс акций).

Прежде разделяли детерминированные системы, для которых был возможен прогноз на любой отрезок времени (подобно прогнозу затмений солнца) и стохастические системы, которые можно охарактеризовать лишь статистически. Теперь же изучен новый класс объектов, формально детерминированных, но с поведением, прогнозируемым лишь на ограниченный отрезок времени. Оба полюса – порядок и хаос – не существуют в чистом виде, если понимать упорядоченные системы как полностью регулярные, детерминированные и предсказуемые, а неупорядоченные системы как совершенно нерегулярные, случайные, непредсказуемые. Примером систем с высокой степенью порядка и стабильности служат кристаллы; на противоположном полюсе располагается такие хаотические системы как газы, плазма.

Можно напомнить, что основы однозначного детерминизма в квантовой механике были подорваны принципом неопределенности В. Гейзенберга, устанавливающим невозможность измерения с заданной точностью одновременно координаты и импульса элементарной частицы. Идеология детерминизма выражена А. Эйнштейном в форме известного высказывания:«Я не верю, что господь Бог бросает кости» (в несколько иной формулировке: «Бог мечет жребий, а не кости» – “God casts the die, not the dice”). Н. Бор ответил ответил на это: «Не наша печаль – предписывать господу Богу, как ему следовало бы управлять этим миром». Ответом и вызовом однозначному детерминизму послужила и появившаяся к концу века книга И. Стьюарта “Does God play dice?” (Stewart, 1992), излагающая теорию катастроф. Здесь кажется уместным привести и остроумное замечание И. Пригожина: если было бы возможно, зная состояние Вселенной в один произвольно выбранный миг, вычислить ее прошлое и будущее, как для простой предсказуемой системы, мир оказался бы грандиозной тавтологией (Пригожин, Стенгерс, 1986, с.126).

Теория динамического хаоса уничтожила разрыв между классической динамикой и статистической физикой: регулярное движение становится стохастическим вследствие всегда присутствующих небольших флуктуаций. Развитие теории динамического хаоса связано с именами А. Пуанкаре (H. Poincare), А.М. Ляпунова, А.А. Андронова, Э. Хопфа (E. Hopf), А.Н. Колмогорова, В.И. Арнольда.

Эволюция системы математически описывается векторным полем в фазовом пространстве – абстрактном пространстве динамических переменных системы, векторном поле в координатах переменных. Точка фазового пространства задает состояние системы, вектор в этой точке указывает направление изменения системы. Кривые последовательных состояний процесса, создаваемые изменением положения точки в фазовом пространстве, называются фазовыми траекториями, а их совокупность – фазовым портретом системы. Траектории поля, притягивающиеся к одному из центров притяжения, образуют область, называемую областью действия (бассейном) этого центра притяжения (Р. Том, 1968). Фазовое пространство – удобное средство для наглядного представления поведения динамической системы. На рис. 11 показаны фазовые портреты (нижний ряд) для системы с затухающими колебаниями (траектория, стремящаяся к положению равновесия), с

постоянными колебаниями (замкнутая кривая) и более сложный случай системы, колеблющейся в лишенном строгой периодичности режиме.

Установившиеся режимы движения, иными словами, множество точек (в простейшем случае – одна точка) в фазовом пространстве системы, к которым стремятся ее траектории, получили название аттракторов – они как бы привлекают, притягивают траектории в фазовом пространстве. В первом случае аттрактором оказывается неподвижная точка, во втором – предельный цикл, в третьем же – так называемый странный, или хаотический (стохастический) аттрактор (рис.11, слева направо). Таким образом, аттракторы – геометрические образы, характеризующие поведение системы в фазовом пространстве после достаточно длительного периода времени. Хаотические, странные аттракторы соответствуют непредсказуемому поведению систем, не имеющих строго периодической динамики, это математический образ детерминированных непериодических процессов. Компьютерная визуализация странных аттракторов выявляет их структурированность, сложность и необычность конфигураций в трехмерном пространстве.

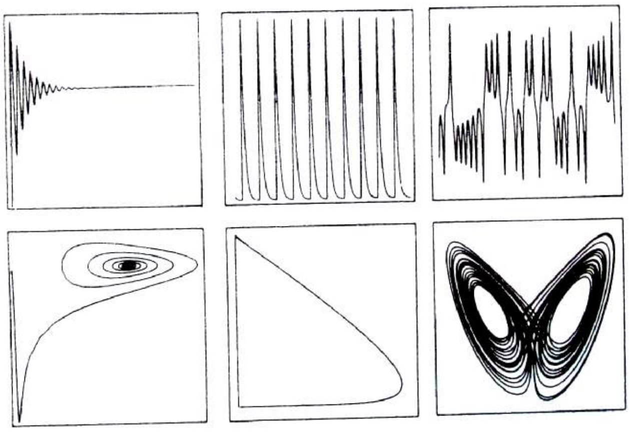


Рис. .11 Последовательность изменений во времени (верхний ряд) и фазовые портреты (нижний ряд) для трех различных систем (Глейк, 2001)

Хотя возможность существования странных аттракторов была уже установлена работами некоторых математиков, впервые построение странного аттрактора (рис. 12) как решение системы дифференциальных уравнений осуществил в работе по компьютерному моделированию термоконвекции и турбулентности в атмосфере американский метеоролог Э. Лоренц (E. Lorentz, 1963). Конечное состояние системы Лоренца чрезвычайно чувствительно к начальному состоянию. Сам же термин «странный аттрактор» появился позже, в работе Д. Рюэлля и Ф. Такенса в (D. Ruelle, F. Takens, 1971: см. Рюэль, 2001) о природе турбуленции в жидкости. В этой работе авторы отмечали, что размерность странного аттрактора отлична от обычной, или топологической. Позже Б. Мандельброт (B. Mandelbrot) отождествил странные аттракторы, траектории которых при последовательных вычислениях компьютера бесконечно расслаиваются, расщепляются, с фракталами.

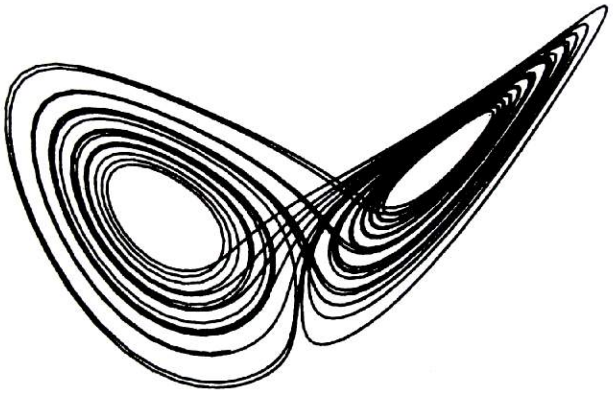


Рис. 12 Аттрактор Лоренца (Кроновер, 2000)

Ограниченная предсказуемость положения точки в фазовом пространстве странного аттрактора иллюстрирована рис.13, изображающим траектории точек и их положение с течением времени в системе аттрактора Лоренца (Кратчфилд и др., 1987). 10 000 «меченых» точек сначала движутся по близким траекториям, но с течением времени их траектории расходятся по двум ветвям аттрактора и настолько «размазываются» по всему аттрактору, что точное предсказание положения какой-либо отдельной точки в данный момент времени в этой системе становится невозможным – возможно лишь статистическое предсказание в пределах системы аттрактора.

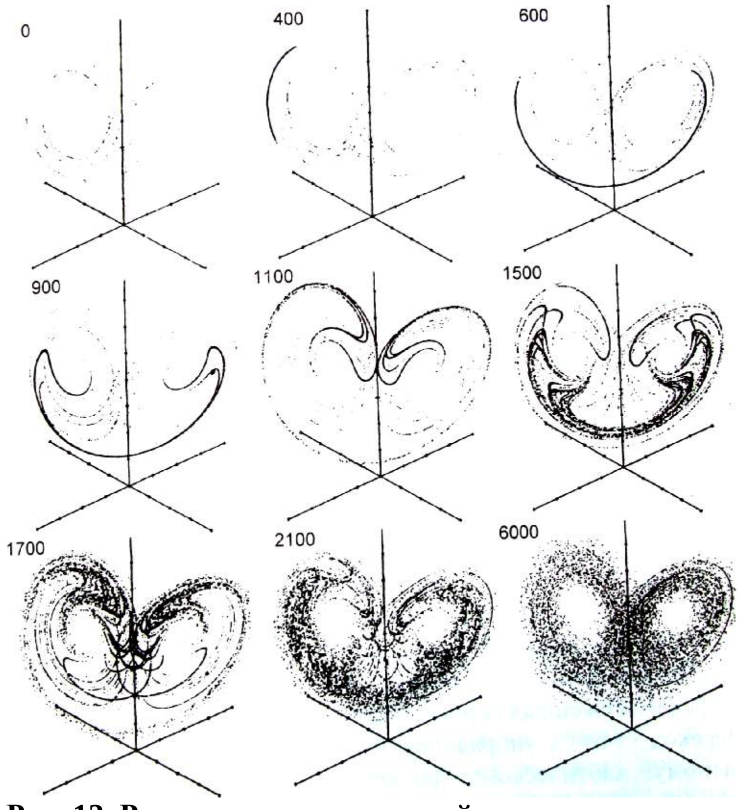


Рис. 13. Расхождение траекторий отдельных точек в системе аттрактора Лоренца (Кратчфилд и др., 1987)

Это иллюстрация динамического хаоса в данной системе с ограниченной предсказуемостью и принципиальной невозможностью точного прогноза ввиду случайности выбора траектории движения каждой точки по одной из двух ветвей аттрактора. Расхождение соседних траекторий приводит к неопределенности положения точки через некоторое время, создавая «облако неопределенности». Поведение системы предсказуемо на малом отрезке времени и непредсказуемо на достаточно большом отрезке – система начинает вести себя как хаотическая, для которой возможно лишь статистическое описание.

Таким образом, системы, поведение которых детерминируется правилами, не включающими случайность, с течением времени проявляют непредсказуемость за счет нарастания, усиления, амплификации малых неопределенностей, флуктуаций. Наглядный образ системы с нарастанием неопределенности – так называемый биллиард Я.Г. Синая: достаточно большая последовательность соударений шаров неизбежно ведет к нарастанию малых отклонений от исчисляемых траекторий (за счет не идеально сферической поверхности реальных шаров, не идеально однородной поверхности сукна) и непредсказуемости поведения системы.

В таких системах «случайность создается подобно тому, как перемешивается тесто или тасуется колода карт» (Кратчфилд и др., 1987). Так называемое «преобразование пекаря» с последовательным растягиванием и складыванием, бесконечным образованием складок – одна из моделей возникновения перехода от порядка к хаосу; при этом число преобразований может служить мерой хаоса.

Еще одна экспериментальная модель для изучения перехода к хаосу в потоке жидкости – два вращающихся в противоположных направлениях эксцентрических цилиндра (Оттино, 1989). С увеличением скорости вращения внутреннего цилиндра наблюдается переход от постоянной скорости к периодически изменяющейся, и затем – к апериодическому режиму. Небольшой разброс начальных значений, характеризующих положение окрашенных капель в вязкой жидкости, быстро растет на хаотических участках потока. Подобный застывший структурный хаос можно наблюдать в причудливых рисунках светлых и темных слоев изверженных горных пород.

Переход от упорядоченного ламинарного течения к турбулентному, хаотическому движению наблюдается в жидкости с увеличением числа Рейнолдса, характеризующего соотношение сил инерции и вязкости. Потеря устойчивости состояний равновесия имеет множество приложений в самых различных областях: «механические, физические, химические, биологические и экономические системы теряют устойчивость на каждом шагу» (Арнольд, 1990, с. 27). Для таких систем принципиально невозможен долгосрочный прогноз.

Возможность предсказаний – одна из основных целей науки. До появления работы Э. Лоренца полагали, что сбор и обработка достаточно большого объема информации обеспечит точность долгосрочного прогнозирования погоды. Теперь представление об однозначной детерминированности сменилось пониманием принципиальной непредсказуемости поведения многих систем на достаточно большом отрезке времени, выяснились ограничения прогностических моделей, предсказуемая непредсказуемость динамики поведения сложных систем: возможно предсказание границ, но не положения точки в их пределах.

Итак, нелинейные детерминированные системы, состоящие из немногих простых компонентов, могут вести себя неупорядоченно, хаотически.

Хаотические системы чувствительны к малым воздействиям, как начальным, так и во всех точках траектории. В хаотическом мире трудно предсказать, какие вариации возникнут в данное время и в данном месте, ошибки и неопределенность нарастают экспоненциально с течением времени. Э. Лоренц назвал это явление эффектом бабочки: бабочка, взмахивающая крыльями в Айове, может вызвать лавину эффектов, которые могут достигнуть высшей точки в дождливый сезон в Индонезии («эффект бабочки» вызывает и ассоциацию с сюжетом рассказа Р. Бредбери «И грянул гром»: гибель бабочки в далеком прошлом изменяет мир будущего). «Небольшие различия в начальных условиях рождают огромные различия в конечном явлении... Предсказание становится невозможным» (А. Пуанкаре, по: Хорган, 2001). В соответствии с идеями эмерджентности и холизма, неожиданно возникающие свойства и поведение системы не могут быть поняты путем исследования ее частей.

Могут наблюдаться сложные, длительные хаотичные переходные режимы, скрытый порядок которых невозможно выявить без знания его алгоритма. Возможность существования «ложного» хаоса иллюстрируется (рис. 14) «возвращением Пуанкаре» (у Пуанкаре есть теорема о возврате; подобного рода явления известны в статистической физике): изображение, переведенное в цифровую форму, растягивается по диагонали, выходящие за пределы рамки участки отрезаются и вставляются вновь; после определенного числа таких преобразований распознаваемое изображение исчезает, а затем вновь возникает из видимого хаоса..

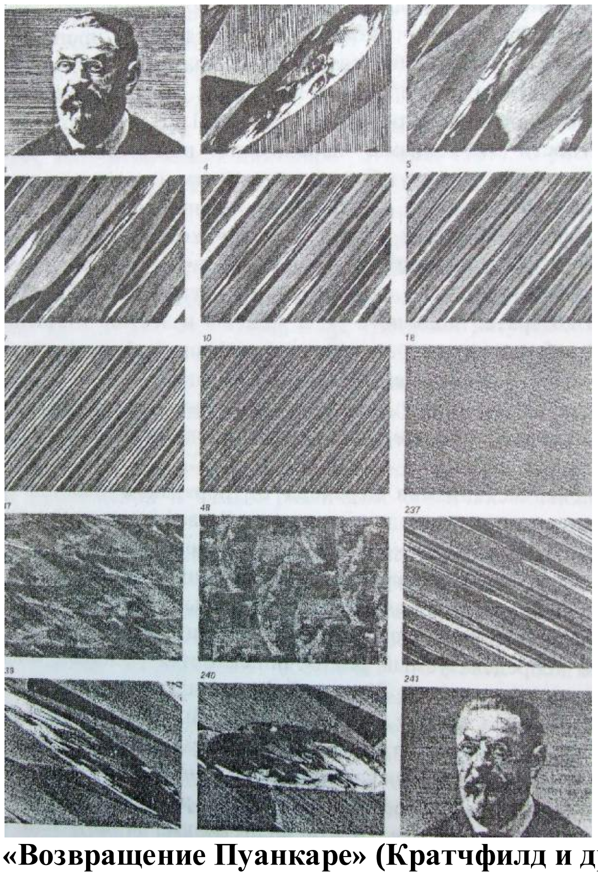


Рис. 14. «Возвращение Пуанкаре» (Кратчфилд и др., 1987)

Анализ механизмов перехода от порядка к хаосу в реальных системах и различных моделях выявил универсальность относительно немногих сценариев перехода к хаосу. Переход к хаосу может быть представлен в виде диаграммы бифуркаций (термин "бифуркация" употребляется для обозначения качественных перестроек системы с возникновением нового режима ее поведения: см. ниже). Вхождение системы в непредсказуемый режим описывается каскадом бифуркаций, следующих одна за другой. Каскад бифуркаций ведет последовательно к появлению выбора между двумя решениями, затем четырьмя и т.д.; система начинает колебаться в хаотическом, турбулентном режиме последовательного удвоения возможных значений.

Простой путь перехода к хаосу, реализуемый как каскад бифуркаций – последовательность Фейгенбаума, или сценарий удвоения периода (рис. 15). М. Фейгенбаум (M. Feigenbaum) выявил закономерность, определяющую поведение разнообразных нелинейных систем с последовательными бифуркациями удвоения периода: до определенного порога значений параметров система имеет периодический режим с периодом T, который удваивается при переходе через порог (период становится равным 2 T), затем при переходе через следующий порог снова удваивается, становится равным 4 T, и т.д. Последовательность значений параметра, соответствующих последовательным удвоениям, асимптотически ведет себя как геометрическая прогрессия со значением знаменателя 1/ 4,669...

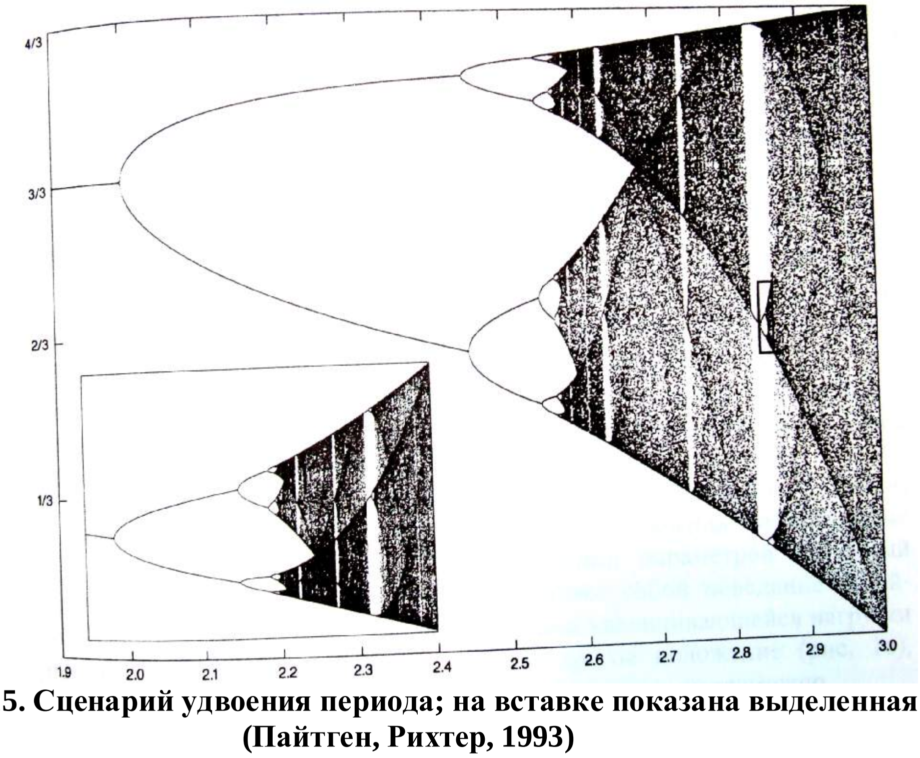


Рис. 15. Сценарий удвоения периода; на вставке показана выделенная часть (Пайтген, Рихтер, 1993)

Последовательность Фейгенбаума – один из типичных сценариев перехода от порядка к хаосу, от простого периодического режима к сложному апериодическому при бесконечном удвоении периода. Последовательность Фейгенбаума имеет самоподобную, фрактальную структуру – увеличение какой-либо области выявляет подобие выделенного

участка всей структуре (рис. 15). Преобразования, происходящие при развертывании множества Мандельброта, точно так же можно представить в виде каскада бифуркаций (рис. 15), с последовательным удвоением числа решений и нарастанием неопределенности – невозможности точного прогнозирования положения отдельной точки. Поэтому множество Мандельброта – визуализация образа детерминированного хаоса.

Каскад следующих одна за другой бифуркаций существенно изменяет систему. Вероятность обратного хода событий крайне низка, эволюция системы становится необратимой. Необратимость, однонаправленность процессов эволюции и онтогенеза хорошо известна биологам. Необратимые процессы в открытых системах порождают высокие уровни организации, например, диссипативные структуры. Возникает новая интерпретация второго закона термодинамики: энтропия – не просто безостановочное соскальзывание к однородному состоянию, лишенному организации; энтропия может порождать порядок (Пригожин, Стенгерс, 1986).

Теория бифуркаций и катастроф

Современные представления о динамическом, или детерминированном, хаосе неразрывно связаны с теорией бифуркаций и катастроф. Как показано выше, переход к хаосу может быть представлен в виде диаграммы бифуркаций (рис. 15).

Математическое описание явлений, связанных с резкими скачками и качественными изменениями картины процесса, дается теориями особенностей и бифуркаций; бифуркации (катастрофы) представляют собой разрывы непрерывности поведения систем, описываемых гладкими (непрерывными) функциями. Катастрофой называется скачкообразное изменение, возникающее в виде внезапного ответа системы на плавное изменение внешних условий. Теория катастроф великого французского математика Р. Тома (R.Thom: 1923-2002) – топологическая формализация, математический язык которой сложен даже для математиков. Теории особенностей, бифуркаций и катастроф великолепно изложены в доступной для понимания биолога и небольшой по числу страниц книге «Теория катастроф» нашего соотечественника В.И. Арнольда, одного из лучших математиков мира. Эти теории описывают возникновение дискретных структур из непрерывных, называемых математиками гладкими.

Итак, источники теории катастроф – теория бифуркаций динамических систем великих математиков А. Пуанкаре (H. Poincare) и А.А. Андронова и топологическая теория особенностей гладких отображений Х. Уитни (H. Whitney). Некоторое представление о топологических особенностях может дать изображение так называемой каустики (от греч. «жгущий»), возникающей при отражении от окружности пучка параллельных лучей (рис. 16) – к примеру, в чашке с жидкостью при солнечном свете.

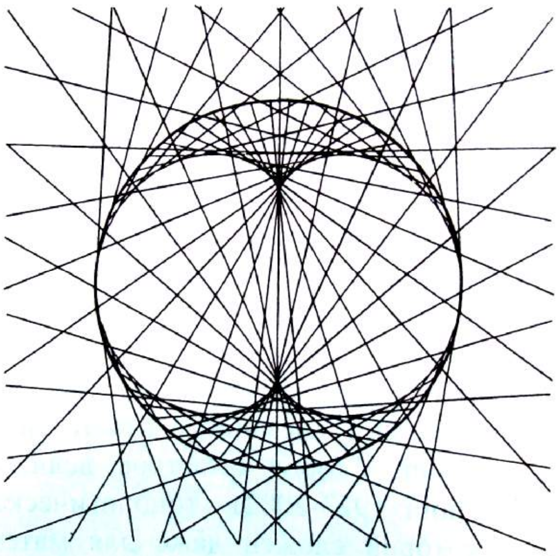


Рис. 16 Каустика при отражении от окружности пучка лучей (Брус, Джиблин, 1988)

Топологическая особенность, называемая сборкой, она же бифуркация, элементарная катастрофа, схематически показана на рис. 17.

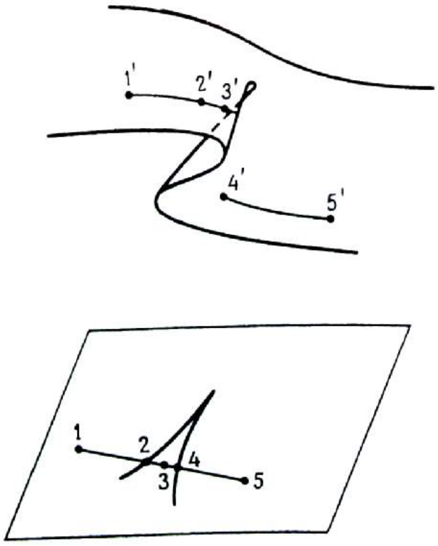


Рис. 17. Топологическая особенность (сборка) и ее проекция на плоскость (Брус, Джиблин, 1988)

Термин «бифуркация» (раздвоение, образование вилки) употребляется, как и «катастрофа», для обозначения качественных перестроек различных систем при изменении параметров. Обычный пример катастрофы, бифуркации представляет собой поведение какой-либо упругой конструкции, под воздействием увеличивающейся нагрузки внезапно, скачкообразно переходящей в другое положение (рис. 18), причем направление выгиба конструкции предсказать невозможно.

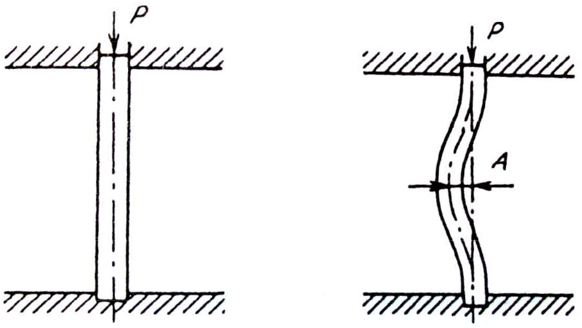


Рис. 18. Прогиб колонны при превышении критической нагрузки (Малинецкий, 1997)

Графически бифуркация изображена на рис. 19: система имеет одно решение, одно значение в каждой точке – но лишь до точки бифуркации, после чего появляется выбор между двумя возможными решениями.

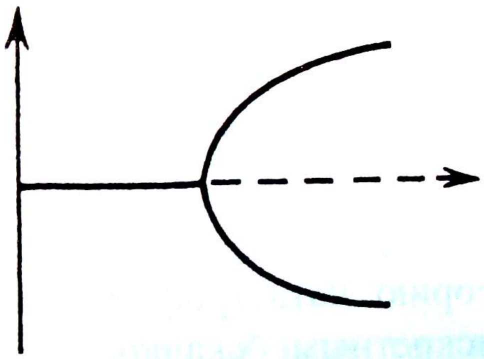


Рис. 19. Графическое представление бифуркации (катастрофы)

В самых разнообразных системах при изменении значения «управляющей» переменной система уходит от равновесия, достигая порога устойчивости. Это критическое значение называется точкой бифуркации; в точке бифуркации у системы появляется «выбор», в котором неизбежно присутствует элемент случайности с невозможностью предсказать выбор траектории эволюции системы. Последовательность бифуркаций во времени описывает морфологию поведения системы (рис. 20).

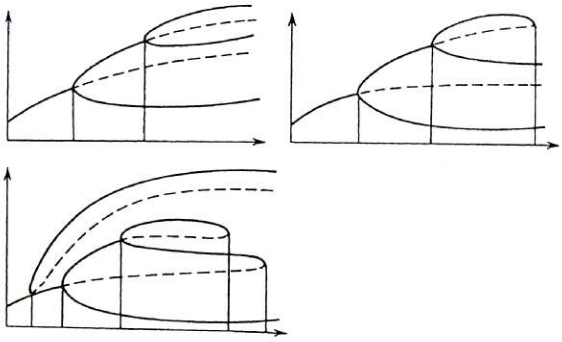


Рис. .20 Примеры последовательностей бифуркаций (Малинецкий, 1997)

Помимо понятия элементарной катастрофы-бифуркации Р. Том (1970) ввел также представление об обобщенной, или глобальной катастрофе, подобной фазовому переходу.

Теория катастроф указывает некоторые общие черты явлений скачкообразного изменения режима разнообразных систем в ответ на плавное изменение внешних условий: сочетание случайности и необходимости, детерминизма и непредсказуемости, возможность выбора из нескольких решений вблизи точки бифуркации, неожиданно сильного отклика на слабое воздействие (и наоборот).

В 70-х годах теорию катастроф стали применять к широкому спектру явлений с дискретным, скачкообразным поведением, когда система, кажущаяся предсказуемой и упорядоченной, может претерпевать резкие переходы из одного состояния в другое. Примеры бесконечны: природные и техногенные катастрофы и катаклизмы, социальные и, разумеется, биологические явления – метаморфоз и другие критические периоды развития, из которых гаструляция (разделение двух зародышевых листков) рассматривается как пример катастрофы самим Томом. Вокруг теории катастроф был поднят шум, работы Р. Тома были изданы «массовым тиражом в карманной серии – событие, которого не было в математическом мире со времени возникновения кибернетики, у которой теория катастроф заимствовала многие приемы саморекламы» (Арнольд, 1990. с. 7-8). На русский язык переведена популярная книга с картинками в стиле комиксов для детей И. Стюарта (I. Stewart) «Тайны катастрофы» (1987). Появилось множество публикаций в области естественных, технических и гуманитарных наук: биологии, физике, геологии, гидродинамике, экономике, психологии, лингвистике, с применением теории катастроф к самым разнообразным и неожиданным объектам исследования.

«Математическая теория катастроф сама по себе не предотвращает катастрофы, подобно тому как таблица умножения, при всей ее полезности для бухгалтерского учета, не спасает ни от хищений отдельных лиц, ни от неразумной организации экономики в целом... Не требуется, однако, специальной математической теории, чтобы понять, что пренебрежение законами природы и общества (будь то закон тяготения, закон стоимости или необходимость обратной связи), падение компетентности специалистов и отсутствие личной ответственности за принимаемые решения приводит рано или поздно к катастрофе» (Арнольд, 1990, с. 98, 102). Без математической теории бифуркаций и катастроф понимание динамики поведения сложных нелинейных системам и управление ими практически невозможно.

Сложные динамические системы включают флуктуирующие, случайным образом изменяющиеся компоненты. Отдельные флуктуации или их сочетания в системе с обратной связью, усиливаясь, вызывают разрушение прежнего состояния системы. Случайные воздействия в момент перелома (в точке бифуркации) могут подтолкнуть систему на новый путь развития, затем в течение некоторого отрезка времени после выбора одного из возможных путей, траектории развития, действует однозначный детерминизм – развитие системы предсказуемо до следующей точки бифуркации. Так случайность и необходимость дополняют друг друга.

В неравновесных условиях вблизи точки бифуркации система очень чувствительна к внешним воздействиям, и малое по силе внешнее воздействие, слабый сигнал может вызвать значительный отклик, неожиданный эффект. Внешние физические поля могут восприниматься системой, влияя на ее морфогенез. Так, при образовании ячеек Бенара (см. ниже) существенную роль начинает играть гравитация. Есть и биологические аналогии:

роль гравитации в становлении дорсо-вентральной полярности при оплодотворении яйцеклетки амфибий, поляризация зиготы фукоидных водорослей под воздействием градиента освещенности.

Итак, в далеком от равновесия состоянии системы на первый план выступают нелинейные соотношения, слабое внешнее воздействие может порождать неожиданное, непредсказуемое поведение системы в целом. Иногда в далеком от равновесия состоянии системы очень слабые флуктуации или внешние возмущения могут усиливаться до огромных, скачкообразным образом разрушающих всю прежнюю структуру системы и переводящих ее в иное состояние.

К теории катастроф по сути близка идея самоорганизованной критичности Бака и Чена (Bak, Chen), согласно которой системы с большим числом взаимодействующих элементов спонтанно эволюционируют к критическому состоянию, когда малое воздействие может привести к катастрофе (П. Бак и К. Чен, 1991). Сложные системы могут разрушиться не только от мощного удара, но и от малого события, запускающего цепную реакцию, каскад бифуркаций, разрушительный турбулентный режим. К сложным системам относятся многие природные (земная кора, экосистемы) и социальные системы; примерами природных катастроф могут служить землетрясения, лавины, социальных катастроф – крушение империй, обвал рынков. Экспериментальная модель Бака и Чена – конические кучи сухого песка. Падение единственной песчинки на песчаный конус, находящийся в критическом состоянии, может вызвать обвал, катастрофу. В критическом состоянии падение отдельных скатывающихся песчинок, фиксируемое в эксперименте как «шум мерцания», оказывается предвестником катастрофы; можно выявить подобные предвестники природных и социальных катастроф. Кучи песка, по словам авторов, это не просто экспериментальная модель, это новый взгляд на мир, метафора кооперативного поведения многих частиц, неустойчивого равновесия, непредсказуемости. Это холистическая концепция: глобальные характеристики и эволюцию системы нельзя понять, анализируя составляющие ее части.

Хаотические фракталы природы

Структура идеального компьютерного фрактала сохраняется при любых масштабах ее рассмотрения. Чтобы получить такой фрактал, итерации должны продолжаться бесконечно долго: если полученное множество утрачивает на каком-то шаге свою фрактальную структуру, оно перестает быть идеальным фракталом. Природные, в частности, биологические структуры - это «обрубленные» на какой-то ступени фракталы и вдобавок – стохастические, хаотические фракталы, или квазифракталы: повторяемость их структуры в разном масштабе неполна и неточна. Некоторые исследователи, например, С.Д. Хайтун (1996), на этом основании приходят к заключению, что фракталы не являются реально существующими объектами, а реальные системы могут быть только фракталоподобными.

Все природные квазифрактальные структуры (примеры: рис. 21, 22) – визулизация, след, результат, структурная запись порождающих их хаотических природных процессов. Фрактальная геометрия природы, неживой и живой – геометрия хаоса. Структурные квазифракталы можно считать пространственными аналогами хаотических нелинейных процессов, в результате которых и возникают природные квазифрактальные структуры.

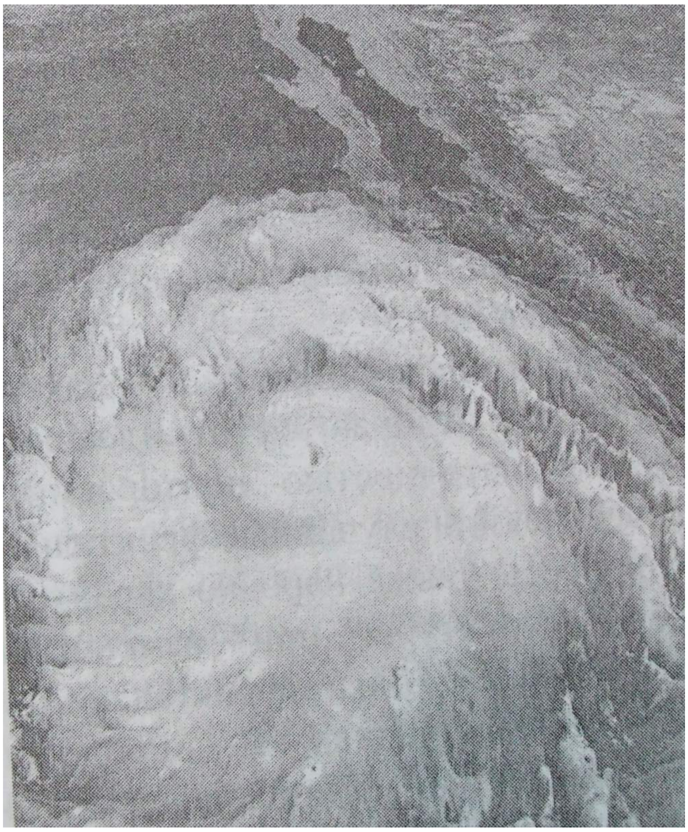


Рис. 21. Ураган Линда (снимок со спутника)

Рис. 22. Вид речного бассейна из космоса

П. Бак и К. Чен (1991) рассматривают фрактальные структуры как мгновенные «срезы» самоорганизующихся критических процессов, пространственные «отпечатки» самоорганизации, в структуре которых отсутствует строгое самоподобие.

Итак, даже относительно простые фрактальные структуры неживой и живой природы отличаются от идеальных компьютерных фракталов неполнотой и неточностью повторений структуры – это квазифракталы, хаотические, или случайные фракталы.

Хаотические процессы также обычно характеризуются неполной повторяемостью своей структуры при изменении масштаба, т.е. статистическим самоподобием, квазифрактальностью во времени. Множество процессов, происходящих в природе и обществе – от космических и планетарных до физиологических и биохимических явлений – характеризуются хаотической фрактальной динамикой. Б. Мандельброт, анализируя изменения индекса Доу-Джонса, обнаружил фрактальные флуктуации в разных масштабах времени. Шумы и музыка также имеют фрактальную природу. Создаваемая человеком музыка, как оказалось, имеет общие черты с динамикой природных процессов – отражая, имитируя таким образом изменения нашего мира во времени.

Особый тип хаотических фракталов составляют так называемые фрактальные кластеры – новый класс физических объектов, плотность которых уменьшается по мере роста, с увеличением размера кластера. Исследование фрактальных кластеров, представляющее собой новое направление в физике (Смирнов,1991), перспективно и для биологии, поскольку многие биологические объекты подобны физическим фрактальным кластерам. О физических фрактальных кластерах уже написаны книги, обзоры и сотни статей. Это направление исследований началось с появления новой теоретической модели – модели агрегации, ограниченной диффузией (diffusion limited aggregation, DLA; рис.23), описывающей агрегацию частиц в условиях их случайного движения (Witten, Sander, 1981; Сандер. 1987). В этой модели на поле, заполненное частицами, совершающими хаотическое броуновское движение, вносится центр агрегации, к которому "прилипает" всякая случайно прикоснувшаяся частица; начинается рост конгломерата частиц – фрактального кластера. Классический конгломерат Виттена-Сандера – многократно разветвленная структура. Сходный паттерн наблюдается при некоторых процессах кристаллизации. В сущности, модель DLA воспроизводит процесс кристаллизации как перехода жидкой фазы в твёрдую на зерне-затравке, являющемся инициатором процесса. Конечная форма кластера зависит от особенностей поведения слипающихся частиц. Чем легче частицы прилипают к конгломерату при соприкосновении с ним, тем более рыхлым получается конгломерат. Варьируя вероятность слипания соприкасающихся частиц, можно получить фрактальные кластеры различной морфологии. Для компьютерного моделирования мы использовали программу DLA Java Applet (Anna Umansky, Sergey Buldyrev). Компьютерные фрактальные кластеры, построенные с использованием разных параметров этой модели, весьма разнообразны морфологически (рис. 23).

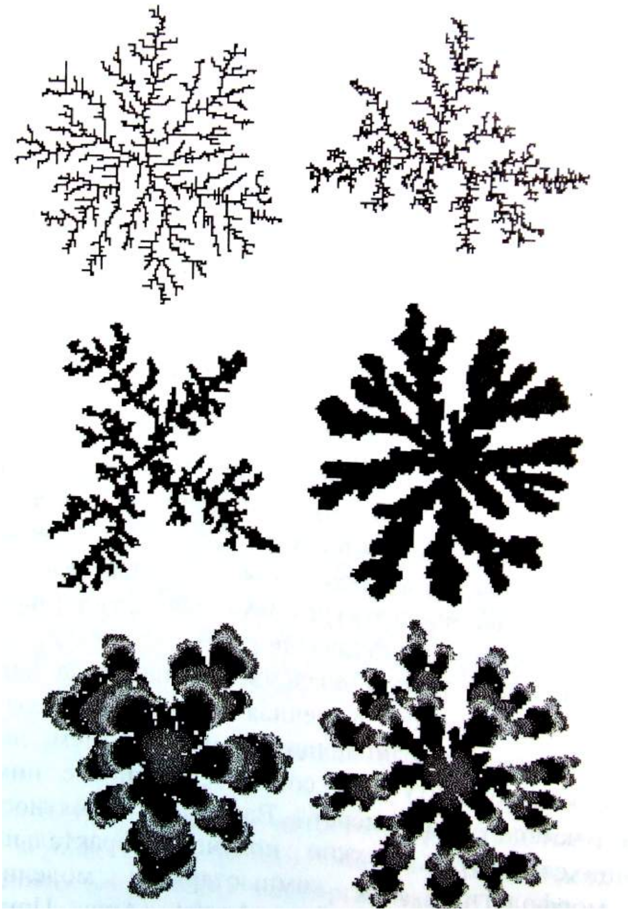


Рис. 23. Фрактальные кластеры: компьютерное моделирование

Модель DLA оказалась применимой для имитационного моделирования многих фрактальных форм неживой и живой природы, столь разных явлений как осаждение металла при электролизе, электрический разряд при пробое диэлектрика, формирование “вязких пальцев” при вытеснении воздухом вязкой жидкости (рис. 24).

Рис. .24 Физические фрактальные кластеры: осаждение металла при электролизе; «вязкие пальцы»; электрический разряд (Сандер, 1987)

Эта модель также имитирует рост минеральных дендритов, бактериальных колоний и морфологические проявления многих других процессов самоорганизации в природе и эксперименте. В частности, мы наблюдали образование двумерных фрактальных кластеров,

морфологически подобных кластерам DLA, при высыхании на стекле коллоидного раствора перколла (рис. 25).

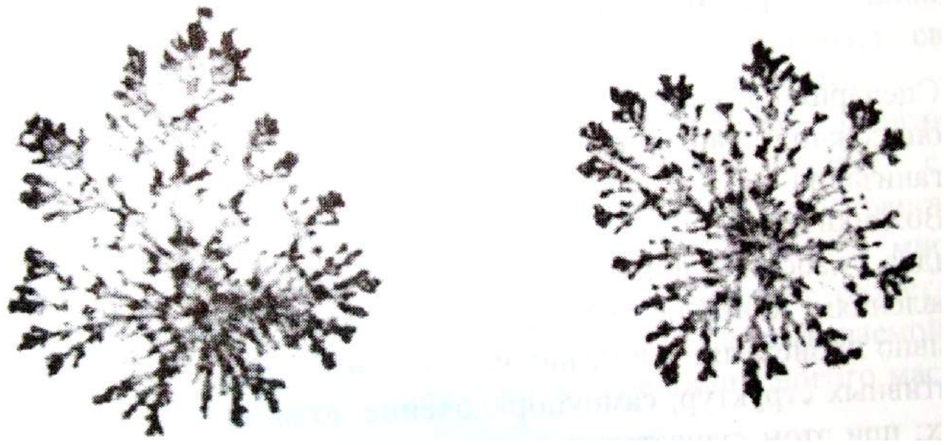


Рис. .25 Фрактальные кластеры перколла

Модифицируя экспериментальные условия, можно получить рост анизотропных кластеров. Так, рост дендритных кластеров цинка при электролизе и дендритов другой природы от граничной линии ведет к образованию анизотропных фрактальных деревьев, весьма напоминающих формы живой природы. Модифицированные модели агрегации, ограниченной диффузией, могут быть полезны в качестве имитационных моделей структуры биологических объектов (см. ниже).

Экспериментальным путем получены и трехмерные анизотропные натурные кластеры – металлические деревья Даккора (G. Daccord). Для получения таких трехмерных фрактальных деревьев в гипсе высверливаются отверстия, через которые поступает дистиллированная вода, понемногу растворяющая гипс; затем образовавшиеся пустоты заполняются металлическим сплавом, а оставшийся гипс удаляется кислотой.

Внешнее сходство фрактальных кластеров весьма разнообразной природы подкрепляется возможностью их моделирования на основе модели DLA и родственных моделей. При этом компьютерные модели не только имитируют морфологию фрактальных кластеров и дают их математическое описание, но и объясняет образование таких кластеров. Отличительная черта модели DLA и подобных процессов роста фрактальных агрегатов – концентрация ростовых процессов в периферических областях кластера, что происходит вследствие экранирования внутренних частей агрегата от вновь поступающих диффундирующих частиц.

Теория самоорганизации

Сценариям перехода от порядка к хаосу противостоит сценарий противоположной направленности – возникновение порядка из хаоса, самоорганизация.

Возникновение диссипативных структур как переход от беспорядка, хаоса к порядку – весьма маловероятное событие по представлениям классической термодинамики. Однако эти процессы непрерывно происходят и в неживой, и в живой природе. Возникновение диссипативных структур, самоупорядочение возможно лишь в открытых системах; при этом существенную роль играет диссипация, рассеивания энергии в открытой системе, находящейся в энергетическом потоке.

Самоорганизация – спонтанное возникновение упорядоченного состояния или поведения в сложных открытых системах, появление из начальной неупорядоченности организованных в пространстве и/или времени структур и процессов без упорядочивающих внешних воздействий, иначе говоря – рождение регулярного предсказуемого поведения в сложной системе, состоящей из элементов с хаотической динамикой. Другое определение самоорганизации: процесс, в ходе которого паттерн на глобальном уровне системы возникает путем многочисленных локальных взаимодействий компонентов низшего уровня системы (Camazine et al., 2001).

Строго говоря, единой общепризнанной теории самоорганизации в настоящее время не существует. В 60-70-х годах прошлого века немецкий физик Герман Хакен (H. Haken) и бельгиец русского происхождения Илья Романович Пригожин (Prigogine), родившийся в Москве в 1917 году, лауреат Нобелевской премии 1977 года, почти одновременно описали появление сложных упорядоченных структур и процессов в неравновесных системах. И. Пригожин рассматривает как самоорганизацию возникновение диссипативных структур – пространственно неоднородных состояний в термодинамически открытых системах. В синергетике подобным же образом самоорганизацией считают структурирование, появление упорядоченности, периодичности в пространстве или времени.

Некоторые исследователи предпочитают термин «самосборка», понимая его как автономную самопроизвольную организацию компонентов на всех уровнях, от молекулярного до планетарного (Whitesides, Grzybovsky, 2002).

Близок по смыслу и термин «эмерджентность» - возникновение «сложной системы», вновь возникающие (эмерджентные) свойства которой не могут быть объяснены свойствами ее компонентов (Gallagher, Appenzeller, 1999).

Спонтанное структурирование в условиях притока энергии извне известно уже давно. Классическим примером может служить возникновение ячеек Бенара – появление сложной пространственной организации с согласованным, когерентным перемещением множества молекул и образованием конвективных ячеек в форме геометрически весьма правильных шестигранных структур в подогреваемой снизу достаточно вязкой жидкости, например, в слое силиконового масла (рис. 26).

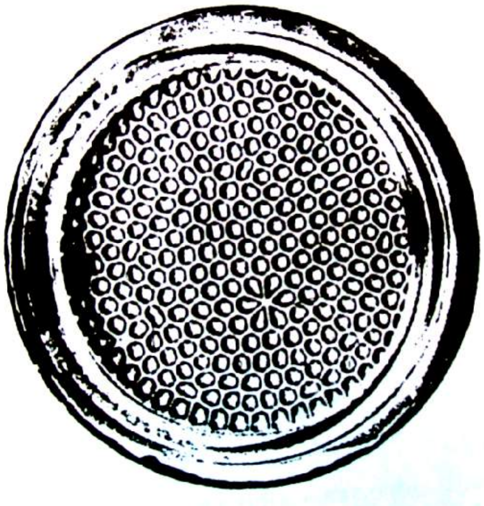


Рис. 26. Ячейки Бенара (Рабинович, Езерский, 1998)

Не менее классическим примером из области гидродинамики является переход ламинарного течения жидкости в турбулентное (рис. 27).

Рис. 27. Вихревая дорожка в жидкости (Бакай, Сигов, 1996)

Теоретически возможность возникновения колебательного, периодического режима в химических и биологических системах доказал в 1910 году А. Лотка (A. Lotka). В 1937 году Колмогоров математически описал возникновение подобных неоднородностей. Математическое доказательство возникновения неоднородности – структурирования, нарушения пространственной симметрии в исходно однородной системе – было представлено А. Тьюрингом (A.Turing, 1952). Реакционно-диффузионный механизм возникновения неоднородностей, теоретически описанный Тьюрингом, послужил основой обширного класса моделей биологического морфогенеза.

Г. Хакен исследовал формирование когерентного лазерного светового пучка, описав переход от некоррелированного излучения атомами световых волн при «накачке» лазера следующим образом: «Когда амплитуда сигнала становится достаточно большой, начинается совершенно новый процесс. Атомы начинают когерентно осциллировать, и само поле становится когерентным, то есть оно не состоит более из отдельных некоррелированных цугов волн, а превращается в одну практически бесконечно длинную синусоиду. Перед нами типичный пример самоорганизации: временная структура когерентной волны возникает без вмешательства извне. На смену хаосу приходит порядок» (Хакен, 1991, с. 47-48). Отсюда и термин, предложенный Хакеном – «синергетика», согласованное действие – в качестве названия междисциплинарной науки о самоорганизации.

В 1951 году Б.П. Белоусов открыл и экспериментально исследовал химическую реакцию окисления лимонной кислоты броматом при катализе ионами церия в сернокислотной среде, ставшую классическим примером возникновения диссипативных структур, пространственно-временной упорядоченности (рис. 28). В реакции возникал периодический режим с колебаниями окраски раствора в режиме желтый-бесцветный, а при добавлении железофенантролинового комплекса – красный-синий. Статья Б. Белоусова не была принята к публикации «ввиду теоретической невозможности» описанной им периодичности химического процесса. В 1959 году он смог опубликовать лишь тезисы своей работы, на которые стали ссылаться впоследствии. В 1980 году Б.П. Белоусов, А.М. Жаботинский (их именами была названа открытая реакция) вместе А.Н. Заикиным, В.И. Кринским и Г.Р. Иваницким получили Ленинскую премию за открытие нового класса автоколебательных процессов.

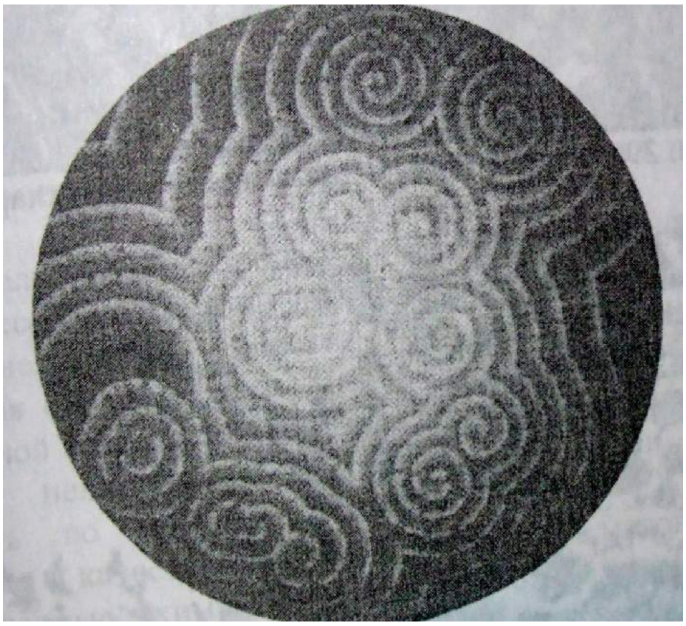


Рис. 28. Реакция Белоусова-Жаботинского (Strogatz, 1985)

Периодическое выпадение осадка нерастворимой соли при диффузии одного из реагентов в двумерном пространстве, заполненном другим реагентом, было обнаружено еще в конце XIX века Р. Лизегангом и теперь известно как кольца Лизегенга. Подобными явлениями можно объяснить возникновение концентрических узоров в таких минералах как малахит, агат (Шноль, 1984). Достаточно сложный рисунок застывших, окаменевших волн и вихревых потоков можно видеть на распиле декоративных горных пород, например, скарна (рис 29).

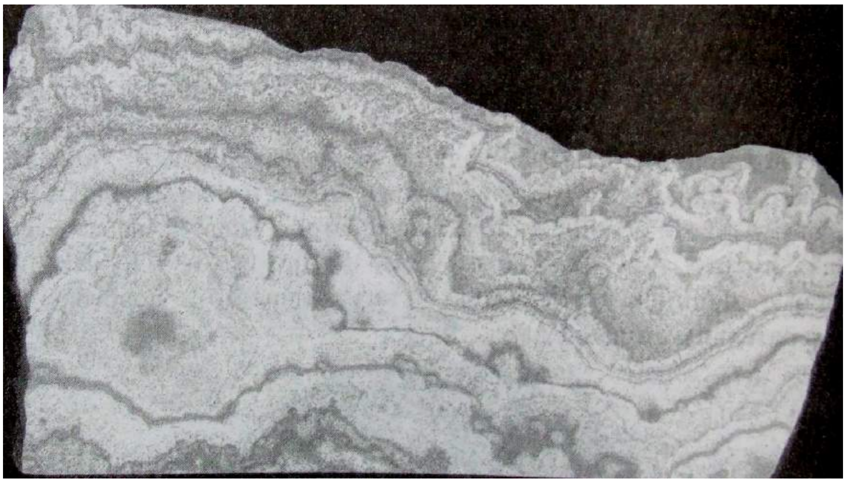


Рис. 29. Рисунок шлифа дальневосточного скарна

При высыхании перколла (коллоидный раствор в морской воде) на поверхности стекла наблюдается весьма сложное структурирование двумерного слоя с возникновением кольцевых, слоистых, ветвистых паттернов (рис. 30).

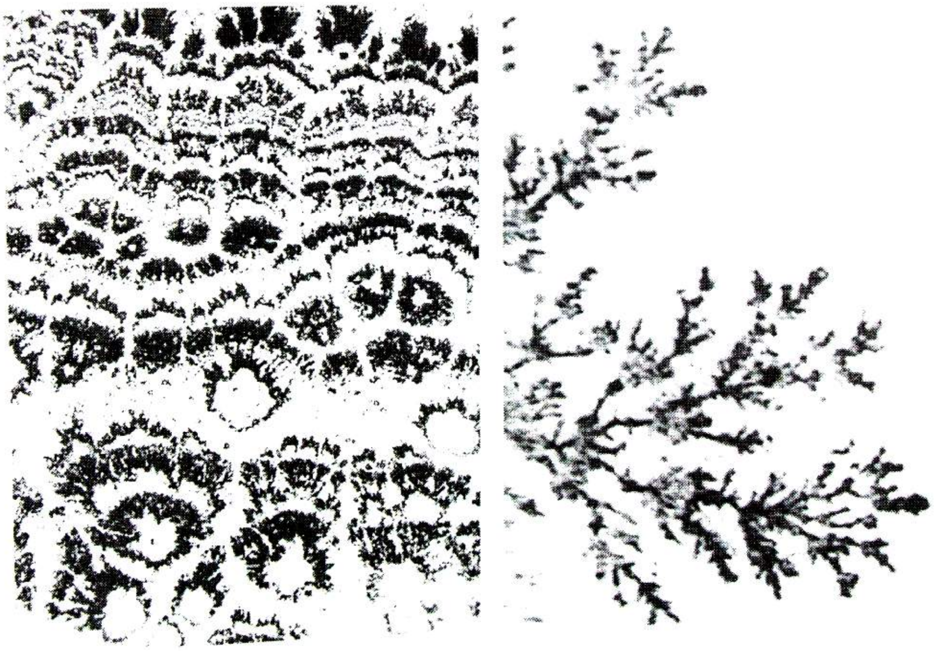


Рис. 30. Структуры, возникающие при высыхании перколла

Структурирование, имитирующее образование паттернов в реакции Белоусова-Жаботинского и подобных автокаталитических процессах, можно имитировать (рис. 31), используя компьютерную программу, генерирующую волнообразные паттерны (циклический клеточный автомат, например, Mirek's Cellebration: см. ниже).

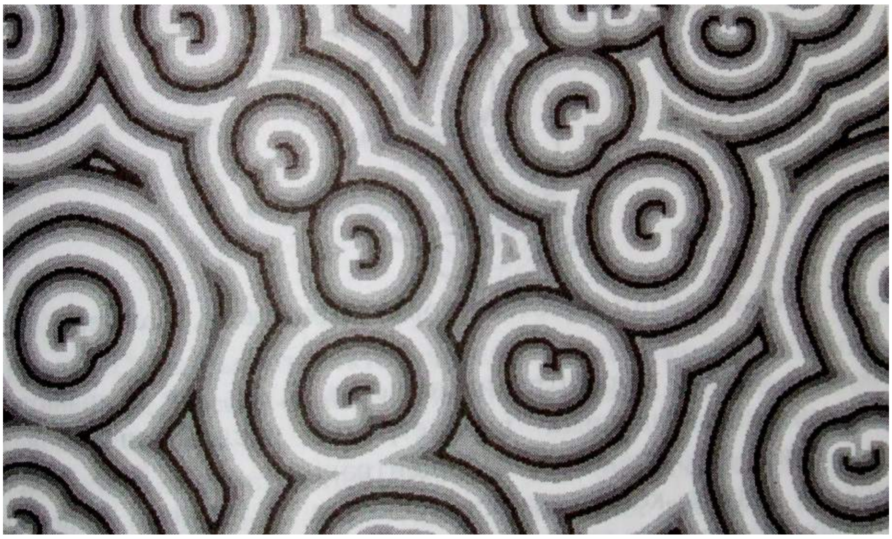


Рис. 31. Имитационная модель генерации волновых паттернов

Автокаталитические процессы (реакция Белоусова-Жаботинского и многие процессы в биологии) представляют собой реакции, в которых для синтеза некоторого вещества требуется присутствие этого же вещества; такая обратная связь графически изображается реакционной петлей обратной связи. Математически динамика подобных систем описывается нелинейными дифференциальными уравнениями. Периодичность во времени реакции Белоусова-Жаботинского (с использованием в качестве окисляемого субстрата малоновой кислоты) – самоорганизованные «химические часы» – была теоретически описана разработанной И. Пригожиным в Брюсселе моделью, названной «брюсселятором» американскими учеными, которые в свою очередь предложили в качестве моделей «орегонатор» и «палоальтонатор».

В модели Пригожина использована упрощенная схема взаимодействия веществ: $A + X \rightarrow B + Y$ (рис. 32). Это автокаталитическая нелинейная реакция: в присутствии молекул X молекула A превращается в молекулу X ($A + 2X \rightarrow 3X$), и скорость изменения концентрации вещества X пропорциональна квадрату его концентрации. Эта же схема включает перекрестный катализ, реципрокное взаимодействие каталитических реакций: $X \rightarrow Y$, и одновременно $Y \rightarrow X$.

$A \rightarrow X$

$B + X \rightarrow Y + D$

$2X + Y \rightarrow 3X$

$X \rightarrow E$

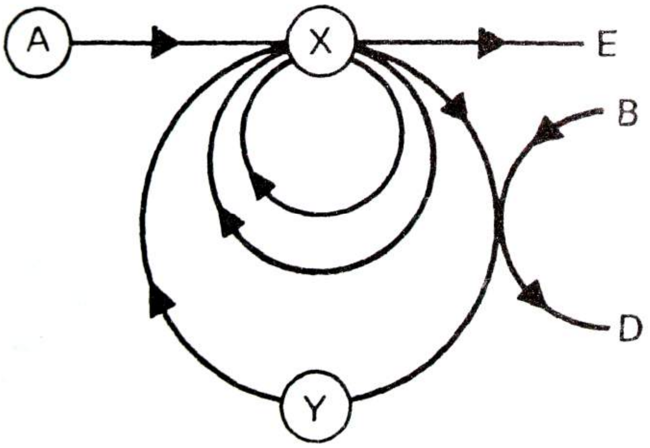


Рис. 32. Схема реакций «брюсселятора»
(Пригожин, Стенгерс, 1986)

В этой модели концентрации веществ A, B, D и E являются так называемыми управляющим параметрами; исследовано поведение системы при возрастающих концентрациях B. При переходе критического порога концентрации вещества B система переходит в неустойчивое состояние и выходит на предельный цикл с отчетливо выраженной периодичностью процесса – «химические часы». «Одной из наиболее интересных особенностей диссипативных структур является их когерентность. Система ведет себя как единое целое и как если бы она была вместилищем дальнодействующих сил..., как если бы каждая молекула была «информирована» о состоянии системы в целом» (Пригожин, Стенгерс, 1986, с. 229). «Столь высокая упорядоченность, основанная на согласованном поведении миллиардов молекул, кажется неправдоподобной и, если бы химические часы нельзя было бы наблюдать «во плоти», вряд ли кто-нибудь поверил, что такой процесс возможен. Для того чтобы одновременно изменить свой цвет, молекулы должны каким-то образом поддерживать связь между собой. Система должна вести себя как единое целое» (там же, с 203). Так необратимые процессы, тесно связанные с открытостью системы и случайностью, играют конструктивную роль, порождая диссипативные структуры.

Таким образом, в реакции Белоусова-Жаботинского проявляется и пространственная, и временная упорядоченность. В разных условиях как в эксперименте, так и при моделировании в этой системе могут наблюдаться различные формы самоорганизации – химические часы (периодический режим), устойчивое пространственное структурирование, образование волн; поведение системы может быть описано при этом странными аттракторами (рис. 33).

Подобные двухкомпонентные системы уравнений реакция-диффузия наиболее широко используются для описания множества разнообразных явлений: химических реакций, физических процессов (например, происходящих в плазме, полупроводниках), биологического морфогенеза.

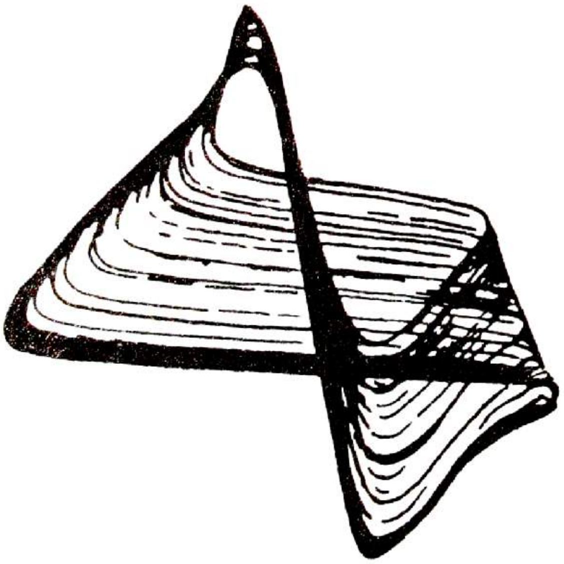


Рис. 33. Странный аттрактор системы, описывающей динамику Реакции Белоусова-Жаботинского (Пригожин, Стенгерс, 1986)

Колебания во времени обычны для биохимических реакций – концентраций веществ в ходе гликолитических реакций и множества других биохимических процессов в организме, характеризующихся обратной связью и нелинейностью. Системы со странными аттакторами могут моделировать самые разные явления – колебательные химические реакции, гидродинамические процессы, динамику численности популяций, процессы в экономике.

Простые модели самоорганизующихся систем представляют собой так называемые клеточные автоматы, подробнее рассматриваемые ниже; наиболее известная модель была создана в 1970 году – игра «Жизнь» Дж. Конвея (J. Conway). Клеточные автоматы в качестве дискретных моделей могут описывать волновой режим, подобие фазового перехода, генерировать неподвижные или же колебательные, «пульсирующие» локальные структуры, в том числе и фрактальные. Само распределение «живых» клеток – фрактал, описываемый степенным законом: среднее число живых клеток на расстоянии r от данной живой клетки пропорционально r в степени D; фрактальная размерность (D) оказалась равной приблизительно 1,7 (Бак, Чен, 1991).

С. Кауфман (S. Kauffman) называет спонтанно возникающий в исходно хаотической системе порядок антихаосом. Спонтанное упорядочение возникает в так называемых булевых сетях, состоящих из связанных друг с другом элементов. Случайные булевы системы, как оказалось, имеют конечное число состояний (аттракторов системы) и проявляют коллективную упорядоченность. При этом возможные состояния, в которые может переходить система, дискретны, и их число – число аттракторов системы – ограничено (Кауфман, 1991).

Более того, еще в 1928 году английский математик Ф. Рамсей доказал, что полная неупорядоченность не существует и невозможна: любое достаточно большое множество чисел, точек или объектов обязательно содержит высоко упорядоченную структуру (Грэм, Спенсер, 1990).

Многочисленны примеры самоорганизации в космологии, физике, химии, биологии и техногенных системах (электрических сетях, компьютерах). Непредсказуемое поведение наблюдается даже в простых системах, в более сложных системах такое поведение неизбежно. Сложное взаимодействие с возникновением «социального» поведения (появления лидера и ведомых) обнаружено в группе роботов, имеющих простейшие одинаковые индивидуальные программы (Уорвик, 1999).

Итак, самоорганизация с возникновением сложного непредсказуемого поведения и пространственно-временного структурирования обнаружена на всех исследованных уровнях организации.

Часть 2. Самоорганизация, фракталы и хаос в биологических системах

Биологическая самоорганизация и моделирование в биологии

В среде биологов господствует редукционизм, в основе которого лежат представления о линейной, однозначной детерминированности причинно-следственных связей. Такой подход назван Л.В. Белоусовым (2001) микроредукционизмом, поскольку при этом предмет исследования прогрессивно расчленяется на все более мелкие пространственно-временные звенья. Однако торжество молекулярной биологии и генетики развития неожиданно блестяще подтвердило отжившие, казалось бы, концепции градиентов и морфогенетических полей и привело к возрождению холистического подхода в биологии развития (см. Gilbert et al., 1996).

В биологии редукционизм проявляется как убежденность в жесткой однозначной детерминации морфофункциональной организации биологических объектов их геномом. Представления о жестком тотальном генетическом контроле морфологии, функций и поведения организма не оставляют места для проявлений самоорганизации. Вопреки этим представлениям, накапливается все больше свидетельств самоорганизации (самосборки, эмерджентности) в разнообразных биологических системах всех уровней, от молекулярного и клеточного до популяционного.

Живые системы – открытые, далекие от равновесия системы, непрерывно обменивающиеся веществом, энергией и информацией со средой. Порядок клетки или организма репродуцируется на матричной основе предсуществовавшей упорядоченности, поддерживается и увеличивается до определенного предела за счет поглощения энергии и вещества из среды. Жизнь возникла и существует на границах сред, разделе физических фаз не случайно – здесь наиболее сильны конвекционные токи, потоки энергии и энтропии (Хайтун, 1996).

Сборка макромолекулярных комплексов, например, при построении цитоскелетных структур, уже традиционно рассматривается как самоорганизация, самосборка, в частности, с позиций молекулярного «витализма», допускающего возможность автономной самоорганизации макромолекул в высоко упорядоченные структуры (Kirschner et al., 2000).

На уровне клеточных популяций детально исследована самоорганизация пространственных паттернов, радиальных и спиральных, в бактериальных колониях. Например, спиральный паттерн колоний движущихся бактерий Bacillus subtilis возникает за счет координированного перемещения клеток параллельно друг другу с отчетливой тенденцией к закручиванию клеточных потоков. Самосогласованная организация сложных паттернов даже дала повод писать о «мудрости» бактерий (Ben-Jacob,1998).

Классическим, одним из первых, примером биологической самоорганизации стала агрегация амеб акразиомицета Dictyostelium. Как известно, агрегирующие клетки движутся в направлении возрастания концентрации аттрактанта, цАМФ; клеточный источник аттрактанта становится центром агрегации. Агрегация амеб происходит неравномерно, с формированием концентрических или спиральных волн клеток, т.е. пространственно-временной упорядоченности вокруг центров агрегации (рис.). В системе агрегирующих амеб Dictyostelium с несколькими центрами притяжения возникает конкуренция между этими центрами; вся область оказывается разделенной на участки, связанные с центрами

притяжения (Том, 1970). Таким образом, в ходе дальнейшей агрегации исходно беспорядочное, случайное расположение агрегирующих амебоидных клеток приобретает черты радиального или спирального паттерна (рис. 34). Позже образуется компактный агрегат, клетки которого дифференцируются.

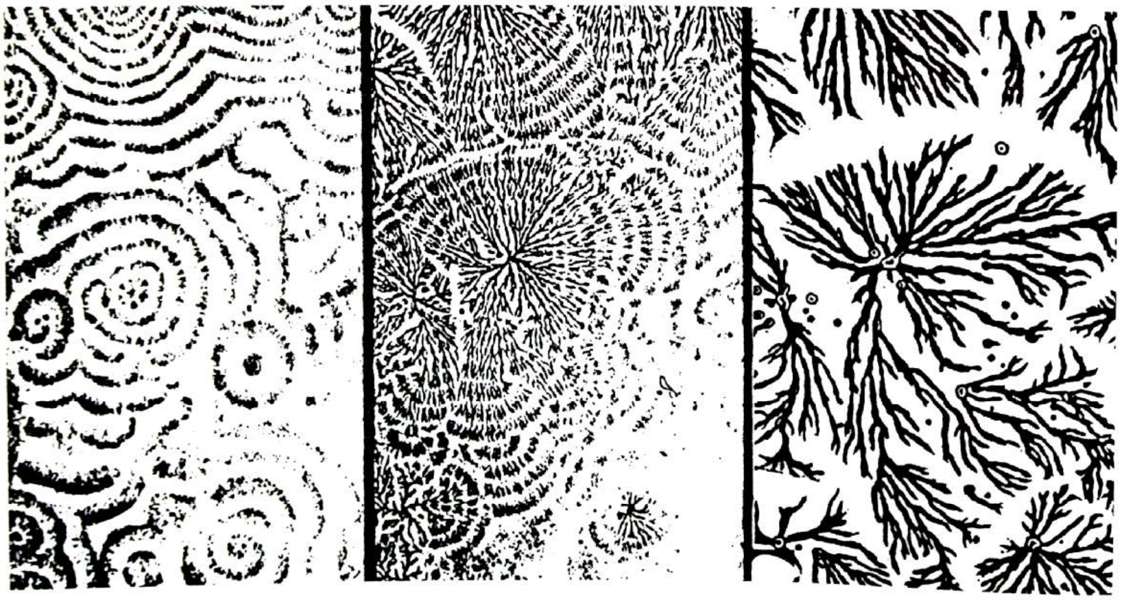


Рис. 34. Последовательность структурирования популяции амеб Dictyostelium (Lackie, 1986)

Еще один пример пространственной самоорганизации в популяциях насекомых, приводимый Пригожиным и Стенгерс (1986) – агрегация личинок жука Dendroctonus micans, происходящая под влиянием аттрактанта – феромона, синтезируемого личинками. Личинки перемещаются в направлении возрастания концентрации феромона; чем больше личинок скапливается вместе, тем выше концентрация продуцируемого ими аттрактанта. Поэтому агрегация личинок представляет собой автокаталитическую реакцию с самоусилением. Подобный очень простой механизм «коллективного разума» функционирует также при построении термитника: сначала термиты приносят и беспорядочно раскладывают кусочки земли, содержащие аттрактант; случайная близость расположения нескольких таких комочков определяет центр привлечения большего числа термитов, после чего вступает в действие механизм обратной связи, самоусиления.

Коллективное поведение особей в популяции, обычно объясняемое генетически, может быть результатом взаимодействий в системе, т.е. самоорганизации. О. Тоффлер в предисловии к книге Пригожина и Стенгерс (1986) пишет о ставших классическими результатах исследований по разделению муравьев на «тружеников» и «лентяев»: как оказалось, после разрушения сложившихся в популяции связей в каждой группе, как среди «тружеников», так и среди «лентяев», происходит расслоение с дифференциацией тех же двух групп и внезапным превращением «лентяев» в «тружеников» и наоборот. Показано, что самосинхронизация и распределение задач в колониях муравьев осуществляются без воздействия каких-либо внешних сигналов. Сходным образом воспроизводится расслоение сообществ на лидеров и ведомых. Таким образом, целостность и иерархическая структура

сообществ воспроизводится, «регенерирует», подобно тому, как планария регенерирует удаленную голову или заднюю часть.

Один из наиболее эффектных примеров самоорганизации – синхронизация вспышек светлячков Юго-Восточной Азии: ночью тысячи самцов на деревьях вспыхивают синхронно. Сначала согласованность отдельных биологических осцилляторов-светлячков слаба, и система организуется медленно. Затем синхронизация ускоряется, что и ожидается в системе с обратной связью, и быстро распространяется, захватывая все большее скопление светлячков на дереве. Наконец, все светлячки начинают вспыхивать синхронно (примерно раз в секунду), образуя своеобразный маяк для привлечения самок. Взаимная синхронизация – кооперативное явление, временной аналог фазового перехода. Дано математическое описание процесса синхронизации вспышек светлячков, хотя достаточно трудно анализировать динамику даже одного нелинейного осциллятора, и тем более целой популяции таких осцилляторов (Mirollo, Strogatz,1990 Peterson, 1991).

Взаимная синхронизация наблюдается и в других популяциях биологических осцилляторов. Примеры включают сверчков, стрекочущих в унисон, синхронизацию электрических импульсов клеток сердца и нейронных сетей, секреции инсулина клетками гепатопанкреаса. В таких ассоциациях пространственная и временная упорядоченность возникает путем нелинейных взаимодействий.

Популяции животных самоорганизуются, генерируя коллективные паттерны, и функционируют как интегрированное целое, обладающее новыми свойствами. Синхронизированное коллективное поведение насекомых, птиц, рыб уже рассматривается как пример самоорганизации, самосборки (Parrish, Edelstein-Keshet, 1999; Whitesides, Grzybovsky, 2002). Коллективное поведение скоплений животных не всегда адаптивно, однако в ходе эволюции свойства ансамблей организмов или ассоциаций клеток неизбежно становятся объектом Дарвиновского отбора – вероятным примером служит происхождение многоклеточных животных.

Отдельные теоретики приходят даже к отрицанию теории естественного отбора Дарвина, не объясняющей, по их мнению, возникновения и многообразия жизни. С. Кауфман (S. Kauffman, 1993) полагает, что самоорганизация – фундаментальная тенденция эволюции, и фактором биологической эволюции служит антихаос (стихийное возникновение порядка). Лима-де Фариа (Lima-de-Faria) изложил концепцию эволюции без отбора (автоэволюции с возникновением биологических форм и функций без участия хромосом и генома), основанную на выявлении рядов сходных форм в неживой и живой природе. По мнению автора, гены выполняют свою роль лишь на вторичном уровне: в закреплении выбора варианта формы, создании шаблона для повторения порядка, ускорении и контроле формообразования (Лима-де Фариа, 1991).

Итак, в ходе биологической самоорганизации нелинейные взаимодействия элементов могут вести к сложному и неожиданному поведению их системы с формированием упорядоченного в пространстве или времени паттерна на базе хаотической динамики отдельных элементов системы.

Попытки математического моделирования биологических структур и процессов, наряду с поиском натурных и экспериментальных моделей для описания и исследования биологического морфогенеза, давно предпринимаются биологами.

Биологи нередко представляют себе математическую биологию как средство для обработки количественных данных, весьма типичны также переоценка количественного подхода и непонимание качественных моделей. Создатель теории катастроф –

качественного, скачкообразного перехода – Р. Том писал: «Бесполезно было бы противопоставлять нашей качественной модели количественные, считая их единственно научными и полезными. Ибо любая количественная модель подразумевает качественное разделение реальных явлений, предварительное выделение «системы», рассматриваемой как устойчивая и экспериментально воспроизводимая» (1970, с. 153). По убеждению Р. Тома, качественные свойства не сводимы к количественным, вопреки распространенному представлению (Thom, 1996).

Приложимость теории катастроф к биологии ограничена качественными моделями. Сам Р. Том (1970) полагает, что основной процесс морфогенеза, и в частности клеточной дифференцировки, с динамической точки зрения представляет собой катастрофу; он описывает этот процесс как топологическую перестройку первоначального центра притяжения, в результате чего он превращается в новые центры притяжения, границы участков векторного поля между которыми впоследствие получают материальное воплощение, превращаясь в границы органов. При этом, по мнению Р. Тома, гены направляют катастрофы, которыми сопровождается морфогенез, но не вызывает их.

К. Уоддингтон (K. Waddington), выдающийся английский эмбриолог и теоретик биологии, представлял развитие организма как каскад бифуркаций и выбор траекторий развития, или креодов. «Фенотип можно представить в виде ветвящейся системы траекторий, распространяющихся в фазовом пространстве вдоль временной оси» (Уоддингтон, 1970, с. 19), в виде эпигенетического ландшафта.

Эти взгляды очень близки современным представлениям о каскаде бифуркаций в ходе развития динамических нелинейных систем. С. Кауфман применил такой подход к анализу раннего эмбриогенеза дрозофилы, рассматривая развитие как каскад бифуркаций (Kaufman, 1993). Р. Том в 1970 году писал, что разработке динамической теории морфогенеза «способствовало чтение руководств по эмбриологии, в частности, книг Уоддингтона, представления которого о “креодах” и “эпигенетическом ландшафте”, как мне кажется, хорошо укладываются в абстрактную схему, содержащуюся в моей теории структурной устойчивости дифференцируемых функций и отображений» (с. 143). Уникальный случай влияния эмбриологических идей на разработку столь общей математической теории как теория катастроф!

«В общем виде можно сказать, что возникновение новой “фазы” в первоначально гомогенной среде приводит к явлению, которое мы называем обобщенной катастрофой; всякий процесс, в котором нарушается начальная симметрия, становится поэтому структурно неустойчивым и приводит к некоторой обобщенной катастрофе» (Том, 1970, с. 151).

Такого рода катастрофы наблюдаются в ходе индивидуального развития организма, в частности, в виде перестроек симметрии. Нарушение пространственной симметрии как усложнение предсуществовавшего паттерна играет важнейшую роль в биологическом морфогенезе. При развитии животных первое нарушение симметрии, связанное с возникновением различий по анимально-вегетативной оси яйцеклетки, происходит в ходе оогенеза; второе нарушение симметрии у билатеральных животных обусловлено появлением различий по дорсо-вентральной оси яйца или раннего зародыша.

Удобную модель для исследования представляет собой зигота фукоидных водорослей, до оплодотворения и в первые часы после слияния гамет лишенная апикально-базальной полярности и обладающая сферической симметрией. Поляризация зиготы фукоидных водорослей направляется воздействием градиента освещенности;

после установления апикально-базальной полярности (полярности таллом-ризоид будущего организма) она оказывается необратимой, и освещение уже не может изменить однажды детерминированную ось.

Ориентация осевой полярности развивающегося яйца некоторых организмов в зависимости от вектора внешнего физического поля, гравитационного (становление дорсо-вентральной оси амфибий) или светового (поляризация зародыша фукоидов), демонстрирует импринтинг физических градиентов среды биологической системой в соответствии с принципом П. Кюри: симметрия воздействий содержится в эффектах.

Разумеется, формообразование в биологических системах сложнее, чем в физических, однако при определенных критических условиях, вблизи точки бифуркации, когда чувствительность к внешним воздействиям высока, действие физических факторов может становиться определяющим либо лимитирующим фактором. Зависимость ориентации основных осей организма от физических градиентов среды весьма наглядна у растений, но менее очевидна у подвижных высокоорганизованных животных. Одно из простейших физических ограничений биологического морфогенеза ясно проявляется в однослойной культуре, где физическая двумерность поверхности для прикрепления клеток определяет планарность морфогенеза клеточных систем.

Что же касается моделирования вообще, то, по словам Р. Тома (1970, с. 153), «построение модели в науке – прежде всего вопрос удачи, результат “счастливой догадки”. Но придет время, когда само построение моделей станет если не наукой, то по меньшей мере искусством. Моя попытка описать динамические модели, совместимые с морфологическими данными, представляет собой первый шаг на пути к созданию “Общей теории моделей”, которую рано или поздно придется создать». С тех пор построение моделей, по крайней мере, такими мастерами как Х. Майнхардт (H. Meinhard), уже превратилось в искусство, однако общая теория моделей еще не создана.

Биологические модели имеют меньшую предсказательную силу по сравнению с физическими. Биологическое моделирование демонстрирует управляемое параметрами моделей возникновение и изменение во времени пространственной неоднородности, появление простых или весьма изощренных структур и дает возможность выявления как общих, так и частных или же случайных характеристик пространственно-временной организации системы, а также конструирования альтернативных сценариев ее развития.

Развитие динамических систем может быть описано либо в непрерывном времени (пример: поток жидкости), либо в дискретном (падение капель, смена генераций в популяции животных).

Дискретные модели в биологии развиты на основе так называемых клеточных автоматов, теория которых была разработана фон Нейманом (J von Neuman) в 50-е годы для изучения биологической репродукции. В дискретных моделях и время, протекающее отдельными шагами, дискретно, и структуры образованы дискретными ячейками, именуемыми клетками.

Простейшей из модельных систем класса клеточных автоматов, проявляющей непредсказуемое поведение, является игра «Жизнь», созданная английским математиком Дж. Конвеем (J. Conway, 1970). Это очень известная модель – «всеобщее повальное увлечение анализом на ЭВМ различных форм “Жизни”, по крайней мере в США, оценивается миллионами долларов, растраченных впустую на используемое потихоньку машинное время» (Гарднер, 1988, с. 300). Первоначальные правила, детерминирующие состояние каждой клетки и названные Дж. Конвеем генетическими, чрезвычайно просты:

заполненная ячейка, «живая» клетка, остается живой, если с ней контактируют 2 или 3 другие живые клетки; новая клетка рождается в пустой ячейке, если число соседей равно трем, и погибает, если число соседей меньше двух или больше трех.

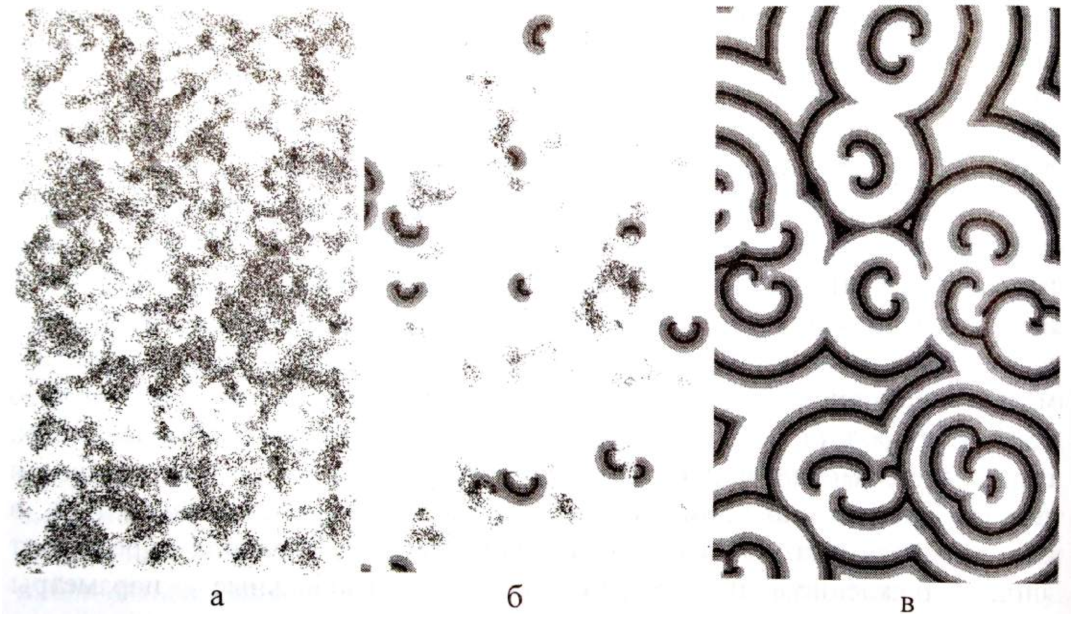
Столь простой алгоритм порождает в игре «Жизнь» достаточно сложное глобальное поведение всей системы: почти бесконечно разнообразные, нередко симметричные, иногда статичные, иногда периодические – колебательные, пульсирующие – структуры. Такие локализованные стационарные или периодические конфигурации аналогичны аттракторам (точкам или предельным циклам) в континуальных моделях динамических систем. Могут возникать подвижные, перемещающиеся по клеточному полю, структуры. Были найдены различные конфигурации, моделирующие неограниченный рост «популяции», а также конфигурации-«пожиратели». В системе может наблюдаться сложное поведение, аналогичное фазовому переходу: изменение состояния одной клетки может вызвать лавину изменений во всей системе – «глобальную катастрофу». Клеточные автоматы могут продуцировать и самоподобные, т.е. фрактальные, паттерны.

Клеточные автоматы могут быть использованы для имитационного моделирования агрегации, морфогенеза, репродукции и других биологических структур и процессов. Вдохновленный необычайно интересными возможностями игры «Жизнь», М. Гарднер (M. Gardner) даже предположил, что «наша Вселенная, быть может, представляет собой огромный клеточный автомат, управляемый движениями элементарных частиц» (1988, с. 343). Однако для того, чтоб учесть эмерджентные свойства материи в природном клеточном автомате, должны быть заданы правила поведения как отдельных «клеток», так и образуемых ими структур. Если же предположить, что в материальных частицах в скрытом виде уже заложены те свойства, которые они проявляют в сложных структурах (т. е. целое всё же равно сумме составляющих его частей), то редукционизм компьютерного клеточного автомата оправдан. Правда, в таком случае природные «клетки» материи должны обладать неограниченно сложным, точным и утончённым набором правил, чтоб потенциально быть в состоянии порождать то бесконечное многообразие форм, которые мы наблюдаем в этом мире.

Если же говорить об отдельных свойствах моделируемых природных систем, то клеточные автоматы могут быть весьма полезны как для моделирования поведения системы с использованием идентичного природному механизма образования паттерна, так и для создания чисто имитационных моделей, генерирующих сходные с природными паттерны, но не повторяющих динамику процесса. Примером первого рода может служить моделирование деления и смерти биологических клеток динамикой появления и исчезновения клеток клеточного автомата. Получение в таком клеточном автомате паттернов, сходных с природными, может свидетельствовать о том, что и исследуемая биосистема обходится набором правил, используемых в клеточном автомате, хотя это отнюдь не обязательно. В таком случае можно говорить об имитации клеточным автоматом неких логических шагов паттернообразования. Например, исчезновение родительской клетки в клеточном автомате и появление рядом дочерней может описать миграцию одной и той же клетки в биосистеме. Это не нарушает общую логику природного паттернообразования, а в биологических системах, скорее всего, можно найти примеры формирования сходного паттерна и тем, и другим способом. Мы не можем непосредственно ввести в клеточный автомат (в его

классическом виде, где правила определяют лишь рождение и смерть клеток) такой параметр, как морфогенетическое поле, но мы можем задать поведение самих клеток, сходное с таковым в морфогенетическом поле, косвенно его описав.

Система правил, определяющая волнообразное порождение клеток в циклическом клеточном автомате (Cyclic Cellular Automata, CCA), может определять генерацию паттернов, имитирующих самоорганизующиеся автокаталитические химические реакции типа реакции Белоусова-Жаботинского (рис. 31). Правила циклического клеточного автомата – одни из самых простых среди клеточных автоматов: клетка меняет цвет (рождается или умирает) только при наличии рядом заданного критического числа клеток-соседей того же цвета; цвета могут меняться только в определённом порядке. Здесь правила появления и исчезновения клеток модели имитируют логику вовлечения молекул реагента в химическую реакцию или распространение возбуждения в биологической ткани, а появление клеток клеточного автомата имитирует возникновение возбуждённых клеток биосистемы и, соответственно, распространение волны возбуждения в целом. Пример самозарождения волн в такой системе (программа Mirek's Cellebration v. 4.20.0.500; http://www.mirekw.com, автор: Mirek Wyjtowicz, Poland) дан на рис. 35: а – поле хаотично делящихся клеток с несколькими уже возникшими точками инициации волн, б – большинство хаотично делящихся клеток вымерло, начали распространяться клеточные волны (причем не все точки инициации выжили), в – всё поле охвачено волновым процессом и поделено между крупнейшими точками инициации, новые центры не появляются.



а б в

Рис. 35. Динамика возникновения и распространения волн клеток циклического клеточного автомата (см. текст)

Правила семейства клеточных автоматов, именуемого “Weighted Life”, определяют возникновение хаотично ветвящихсяся структур. Примеры созданных при помощи правила Hour glass (Margolus & Toffoli) структур представлены на рис. 36. Процесс, направляемый данным правилом, имитирует как бы оседание клеток

на дно игрового поля. При этом осевшие клетки «замерзают» и всякая клетка, «упавшая» на них сверху, также застывает в месте соприкосновения с ранее «замерзшей» клеткой. Этот процесс напоминает образования кластеров в модели агрегации, ограниченной диффузией, но в данном случае мы имеем дело с «оседающими» частицами вместо хаотично двигающихся. Если правила определяют поведение частиц, первоначально распределенных на поле случайным образом, то прямое «оседание» частиц этого хаотичного поля (без хаотичных боковых движений и вообще без каких-либо взаимодействий частиц в процессе оседания) порождает биоморфные паттерны, представленные на рисунке 36.

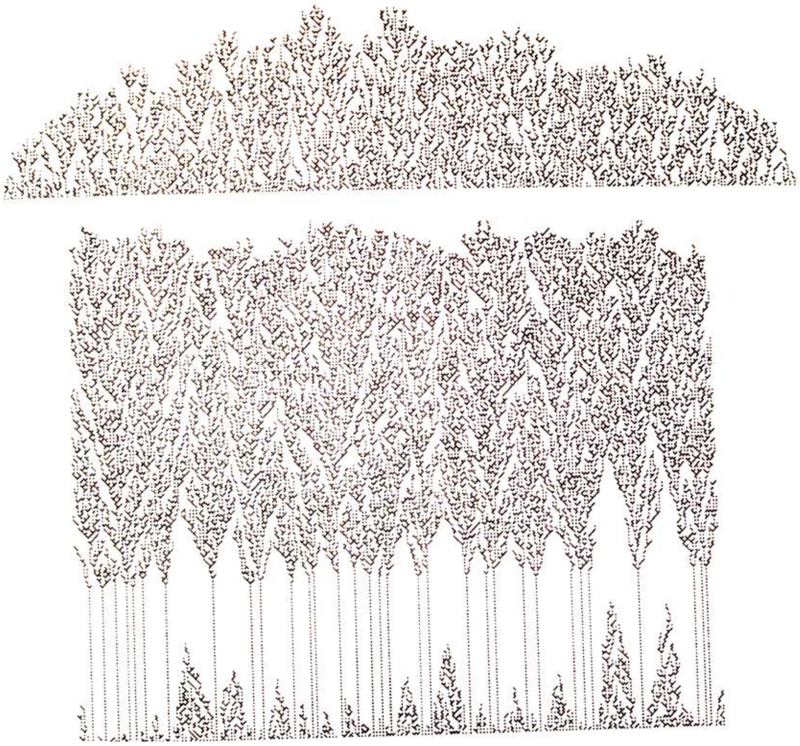
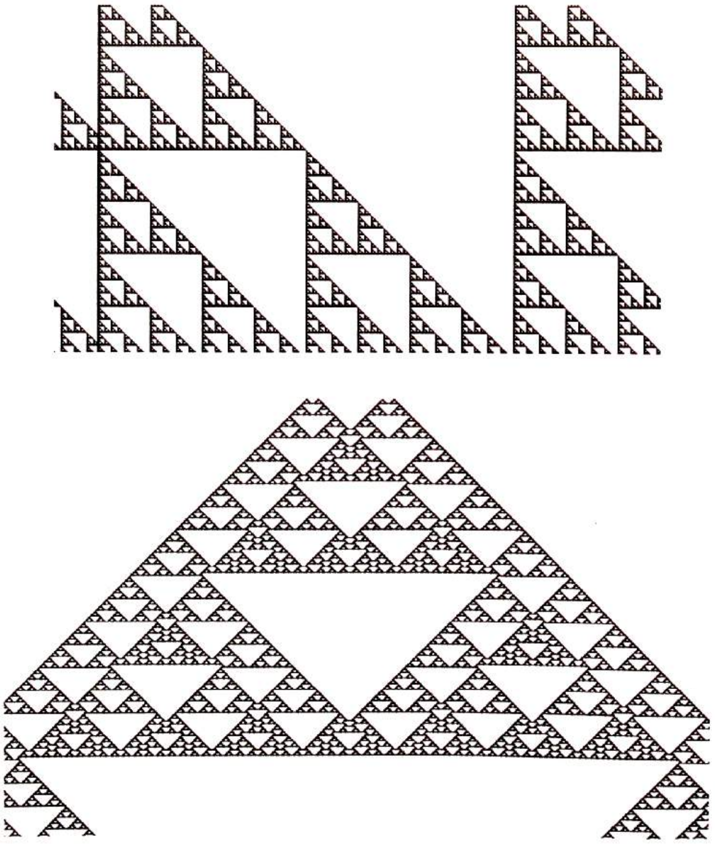


Рис. 36. Ветвящиеся структуры, порождаемые правилами одного из клеточных автоматов (см. текст)

Клеточные автоматы нередко создают и классические фрактальные паттерны. Один из наиболее часто встречающихся – треугольник Серпинского. На рис. 37 даны примеры этого фрактального паттерна, образованного клеточными автоматами совершенно разных семейств. Первый паттерн (рис. 37, а) построен на основе правил семейства “General binary” (правило построения “Sierpinski”: John Elliott). Правила этого семейства сравнительно сложны. Они различают не только число соседних клеток, но также их расположение в пространстве относительно рассматриваемой клетки. При этом можно задать условия рождения и сохранения клеток в зависимости от конфигурации паттерна, включающего до 256 окружающих клеток. Правила классического семейства Life и Weighted Life также могут быть заданы правилами семейства “General binary” и могут считаться его частными случаями.

Другой путь генерации фрактального треугольника Серпинского – применение правил семейства “1-D totalistic” (правило Pascal's triangle: Stephen Wolfram). В отличие от рассмотренных выше семейств, данный клеточный автомат одномерен. Начальная конфигурация задаётся в верхней линии поля. Каждая последующая линия, прорисовываемая на экране, просчитывается на основе конфигурации клеток в предыдущей линии (рис. 37, б).



а

б

Рис. 37. Генерация фрактального треугольника Серпинского клеточными автоматами различных семейств (см. текст)

Третий путь создания паттерна Серпинского представляется наиболее интересным. Этот паттерн генерирован классическим, наиболее популярным набором правил клеточного автомата «Жизнь» Конвея (программа LIFE32 Conway's Game of Life for Windows 95/98/NT by Johan Bontes). На очень малом увеличении была проведена от руки горизонтальная линия клеток, давшая на девятитысячной генерации паттерн Серпинского, содержащий около трех миллионов клеток (рис. 38, а). При последовательном увеличении небольшого прямоугольного участка этого поля становятся видны отдельные группы клеток (рис. 38, б) и затем сами клетки, формирующие характерные для игры «Жизнь» статичные, пульсирующие и перемещающиеся конфигурации (рис. 38, в). Таким образом, при изменении масштаба можно визуализировать как переход от

симметричного упорядоченного паттерна к клеточной «пыли», лишенной видимой упорядоченности, так и обратный переход от мнимого хаоса отдельных клеток к строгому порядку.

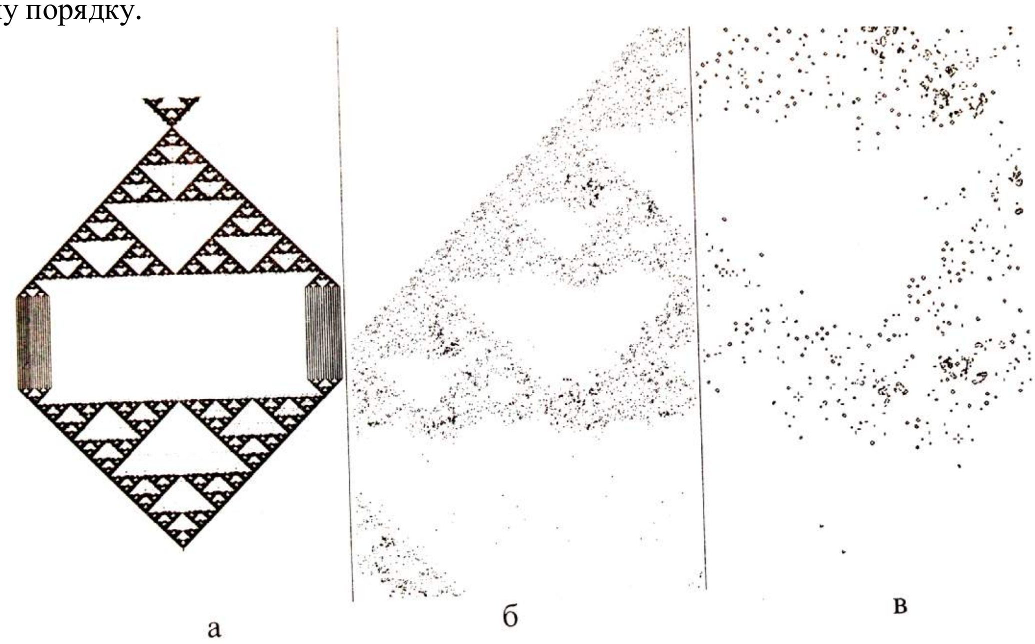


Рис. 38. Паттерн Серпинского (игра «Жизнь») при последовательном увеличении (см. текст)

Кроме вышеприведённых примеров, треугольник Серпинского неоднократно наблюдался и как конечный паттерн, генерируемый правилами клеточных автоматов различных семейств, и как промежуточная, кратковременная конфигурация.

«Сущность любой формы, любой морфологии выражается дискретностью свойств», однако функции, лежащие в основе любой количественной модели, должны быть непрерывными (Уоддингтон, 1970, с. 147); в этом противоречии заключены проблемы моделирования с использованием континуальных моделей. Используемые в биологическом моделировании системы непрерывных (континуальных) функций способны порождать дискретные структуры.

Континуальные модели в биологии представлены главным образом так называемыми реакционно-диффузионными системами, принципиально основанными на подходе А. Тьюринга, примененным затем И. Пригожиным и многими другими исследователями. Это системы двухкомпонентных нелинейных уравнений, которые описывают возникновение упорядоченных локализованных структур в определенном диапазоне значений параметров. Ключевые переменные, определяющие поведение системы, называются параметрами порядка, или управляющими параметрами.

Самая простая теоретическая модель основана на допущении о диффузии веществ-морфогенов, несущих позиционную информацию, которая направляет клеточную дифференцировку таким образом, что морфогенетический эффект зависит от концентрации морфогена – это так называемая модель «французского флага» Л. Уолперта (L. Wolpert, 1969): линейный градиент концентрации морфогена с источником и стоком. Эта теоретическая схема Л. Уолперта была впоследствие блестяще подтверждена

исследованиями распределения и механизма действия регулирующих транскрипцию белковых продуктов генов гомеобокса, а также градиентов концентрации другого морфогена – ретиноевой кислоты. Тем самым успехи молекулярной биологии развития привели к возрождению концепции морфогенетического поля. «В понятии морфогенетического поля нет ничего таинственного: это понятие означает лишь, что некий процесс происходит в соответствии с заданной a priori моделью и притом так, что имеет место структурная устойчивость» (Том, 1970, с. 148).

Х. Майнхардт (H. Meinhardt) создал динамические компьютерные имитационные модели структурообразования, принципиально сходные с брюсселятором И. Пригожина. Модели Майнхардта основаны на допущении о взаимодействии двух диффундирующих морфогенов – активатора и ингибитора; такие взаимодействия с обратной связью ведут к нестабильности гомогенного распределения веществ и образованию пространственно-временного паттерна (рис. 39, 40.).

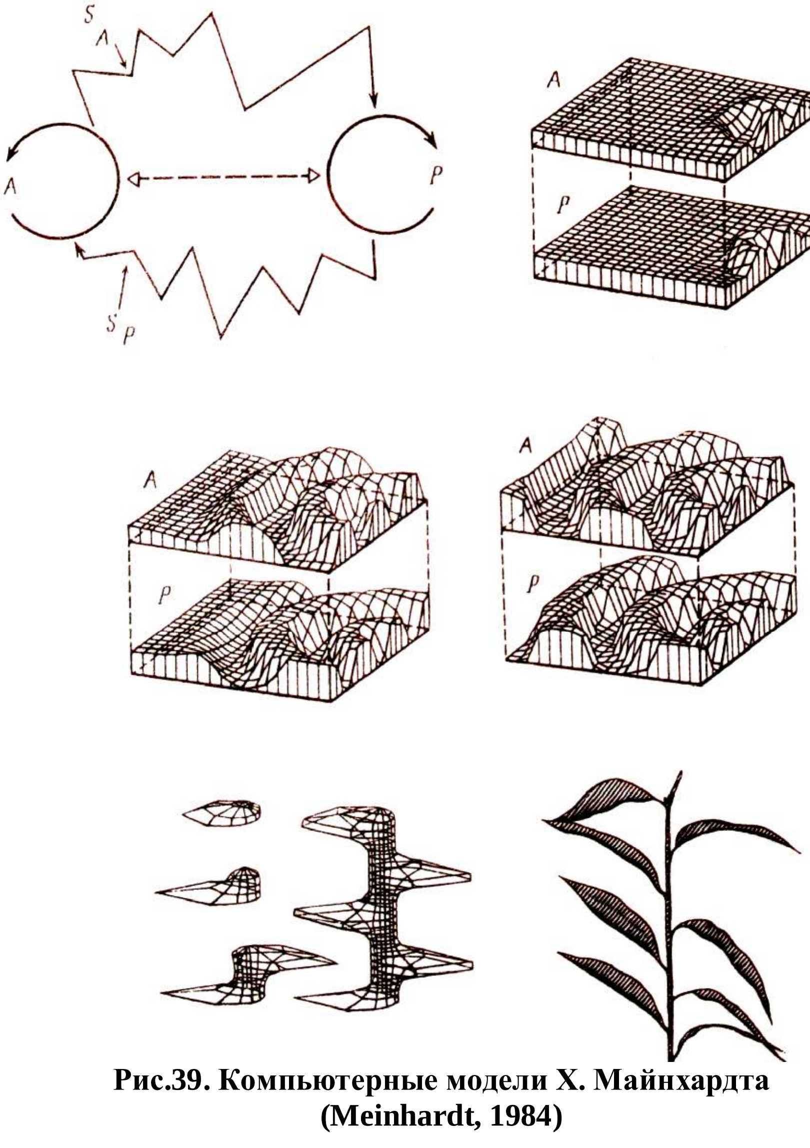


Рис.39. Компьютерные модели Х. Майнхардта (Meinhardt, 1984)

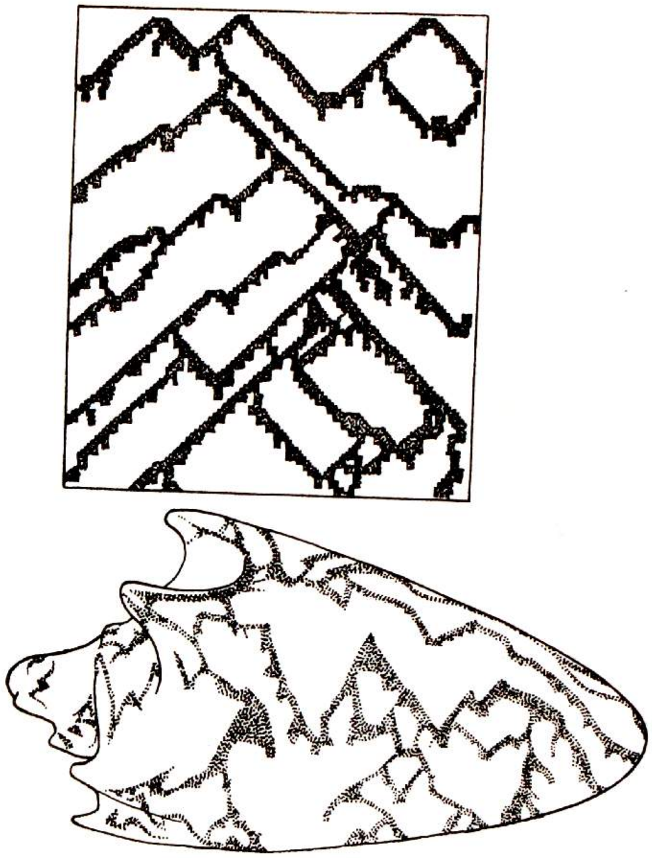


Рис.40. Имитационные модели Х. Майнхардта (справа), воспроизводящие рисунок раковин моллюсков

Множество моделей, имитирующих возникновение локализованных стационарных структур в биологическом морфогенезе на основе диффузионного механизма, приведено в книге Дж. Мерри (J. Murray, 2003); Марри рассматривает также моделирование динамики популяций, синхронизации биологических осцилляторов и механохимические модели формообразования. Стохастические реакционно-диффузионные системы учитывают возникновение и усиление флуктуаций (случайных колебаний), что существенно влияет на структурообразование.

Альтернативу допущению о диффузионном механизме распространения взаимодействующих друг с другом веществ-морфогенов, положенному в основу реакционно-диффузионных моделей, составляет постулат о механических (биомеханических, механохимических) взаимодействиях клеток друг с другом и деформируемым субстратом, внеклеточным матриксом (см. Murray, 2003).Такие взаимодействия, несомненно, несут важнейшие морфогенетические функции в развитии многоклеточных животных; механизм обратной связи проявляется через реципрокные взаимодействия клеток с внеклеточным матриксом. Эти модели имитируют возникновение в исходно однородном поле клеток таких периодических структур, как сомиты, хрящевые зачатки скелетных элементов, кожные производные, например, зачатки перьев.

Весьма разработанная область теоретической биологии – моделирование роста популяций. Экологические модели, описывающие динамику роста популяций, сходны с моделями автокаталитических реакций: размножение с учетом лимитирующих неограниченный рост популяции факторов, например, конкуренции, давления хищников, вылова и т.д. Моделирование динамики популяций горбуши показало, что при массовом вылове режим становится неустойчивым, и случайные колебания могут привести к уничтожению популяции.

Необходимо отметить, что один из универсальных сценариев перехода к хаосу был выявлен биологами при изучении роста популяций. Пионерами открытия каскадов удвоений периода были создатели моделей колебаний улова горбуши – А.П. Шапиро и затем Р. Мей (R. May). Они обнаружили, что быстро следующие друг за другом бифуркации удвоения приводят к тому, что на конечный отрезок изменения управляющего параметра приходится бесконечно большое число удвоений. Анализируя этот материал, М. Фейгенбаум (M. Feugenbaum) показал универсальность этого сценария и его применимость к множеству других систем (рис. 15). Поведение популяции, подчиняющейся простому нелинейному уравнению воспроизведения, зависит от параметра скорости роста. С увеличение значения параметра скорости роста численность популяции растет, после достижения определенного порога вместо единственного значения численности появляются два, и численность популяции начинает колебаться между двумя значениями, после перехода следующего порога появляются колебания между четырьмя значениями и т. д. Каскад последовательных бифуркаций ведет к переходу от циклического режима к хаотическому.

Итак, моделирование биологических морфопроцессов с использованием как дискретных, так и континуальных моделей представляет собой весьма разработанную область теоретической биологии.

Исследования фракталов в биологии

Фрактальная геометрия дала возможность сжатого математического описания биологических структур и процессов, недоступных для описания языком геометрии Эвклида. «Ученые (я уверен) будут удивлены и восхищены, обнаружив, что немало форм, которые они были вынуждены называть зернистыми, подобными гидре, бородавчатыми, изъязвленными, ветвистыми, похожими на морские водоросли, странными, запутанными, извилистыми, волнистыми, клочковатыми, морщинистыми и тому подобными, отныне могут описываться строгим и точным количественным образом» (Mandelbrot, 1983, p. 5). Живая природа наполнена разнообразными фракталами, красота или невзрачность которых поддается простому и компактному описанию. Фрактальная геометрия уже провозглашена принципом дизайна живых организмов (Weibel, 1991) и может стать универсальным языком для описания и анализа биологических морфопроцессов.

Современные компьютерные технологии дали возможность развития концепций и визуализации образов фрактальной геометрии и динамического хаоса. Фрактальный подход все шире используется в биологии и медицине, охватывая все уровни биологической организации. Язык фрактальной геометрии становится универсальным языком описания и анализа биологического морфогенеза и уже провозглашен принципом дизайна живых организмов (Weibel, 1991).

Применительно к биологическому морфогенезу еще Д Арси Томпсон заметил, что раковина морского ушка Haliotis, головоногого моллюска Nautilus pompilius, закрученные рога копытных – повторение одной и той же структуры с симметрией подобия, в основе которой лежит логарифмическая спираль, или спираль Архимеда (D'Arcy Thompson, 1917).

Общая черта фрактальных ветвящихся структур в живой природе – увеличение площади раздела фаз, максимальное заполнение пространства, что обеспечивает живым организмам максимизацию площади обмена с окружающей средой и соответствующую интенсификацию метаболизма при минимизации общего объема (принцип минимакса). В этом – биологическая функция фрактальных структур, создающих огромное разнообразие биологической формы и функции. Именно фрактальная размерность представляет собой показатель, меру заполнения пространства фрактальной структурой. Фрактальная линия выходит за пределы одномерного пространства, вторгаясь в двумерное; фрактальная плоскость частично выходит в трехмерное пространство. Уже постулировано, что фрактальные структуры обеспечивают добавочное четвертое измерение жизни: хотя живые существа занимают трехмерное пространство, их физиология и анатомия функционируют так, как если бы они были четырехмерными (West et al., 1999).

Исследования фракталов и хаоса в биологии постепенно охватывают все уровни организации живого, от молекул до экосистем. Даже простое и далеко не полное перечисление тематики дает представление о размахе исследований фракталов в биологии и биомедицине. На молекулярном уровне это изучение первичной и вторичной структуры ДНК, РНК, белков, других макромолекул и их комплексов, динамики окислительных процессов и т.д. На субклеточном и клеточном уровне исследуются фрактальные свойства пространственной организации мембран, цитоплазмы, ядер, распределения рецепторов и молекул адгезии (одна из вновь открытых молекул клеточной адгезии получила название «фракталкин»), кинетика связывания лигандов с рецепторами, динамика клеточного движения, морфология различных клеток и их ассоциаций. Тканевой уровень фрактальных исследований включает морфологическую организацию и разнообразные гистогенезы в норме и патологии, особенно при онкогенезе. На уровне органов и организма изучается фрактальная организация дыхательной, сосудистой и других систем животных и растений, множество физиологических и поведенческих реакций организма в норме и патологии. Словом, распределение исследований фракталов в биологии само представляет собой быстро растущий и ветвящийся фрактальный кластер.

На основе программ с использованием алгоритмов построения фрактальных структур созданы компьютерные имитационные модели ряда биологических объектов. Итеративная система функций, примененная к определенной матрице изображения, дает достаточно реалистические изображения растительных объектов даже без введения случайных чисел (рис. 41).

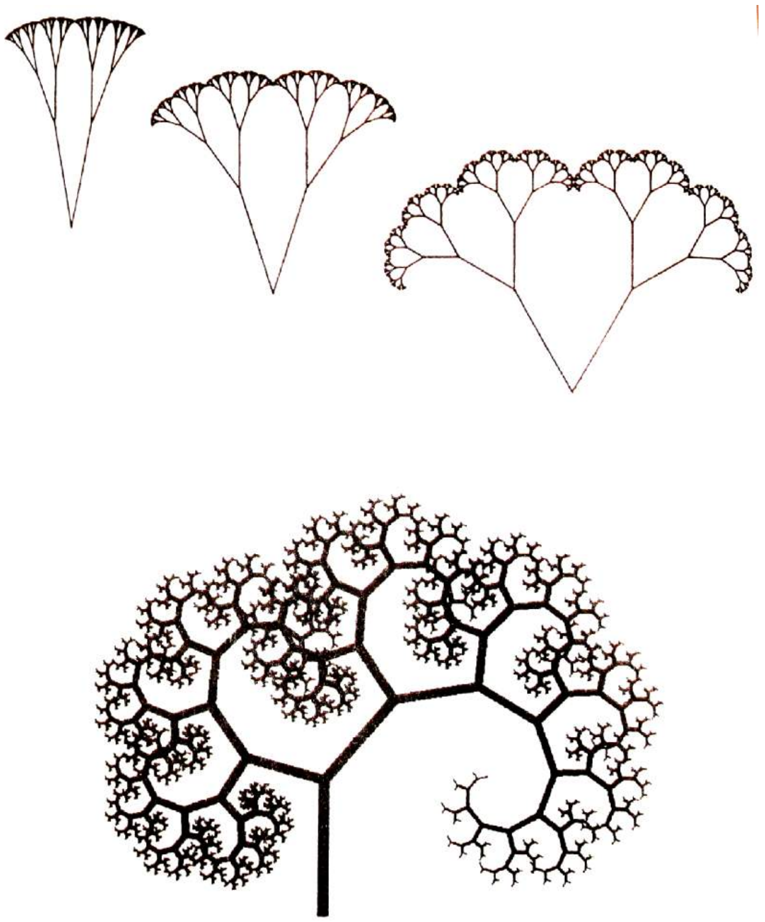


Рис. 41. Фрактальные растения (Mandelbrot, 1983)

При этом осуществляется значительное сжатие информации: так, для построения листа папоротника использованы 24 параметра вместо сотен тысяч точек, необходимых для передачи того же изображения без использования фрактальной программы (Юргенс и др., 1990). Однако листья реально существующих папоротников – отнюдь не идеальные компьютерные фракталы: для биологических квазифракталов характерна неизбежная морфологическая вариабельность, неточность воспроизведения повторяющихся модулей – достаточно сравнить построенный по компьютерной программе лист папоротника с природным (рис. 42).

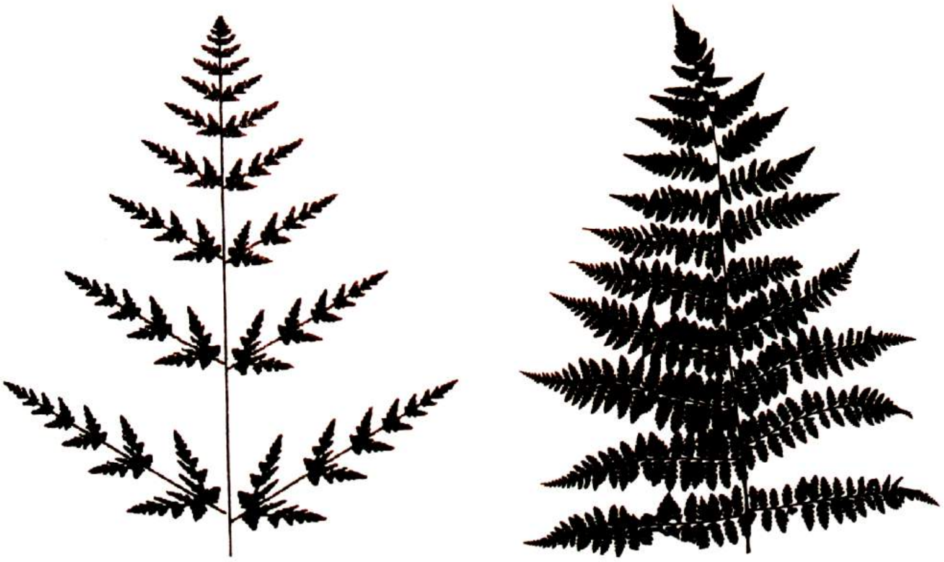


Рис. 42. Изображение листа папоротника, построенное с помощью детерминированной системы итерированных функций (а; Кроновер, 2000) Изображение реального листа папоротника (б)

Более реалистические изображения растений можно получить с использованием датчика случайных чисел – при этом деревья перестают быть симметричными, приобретая большее сходство с живым объектом (простейший пример – рис. 43).

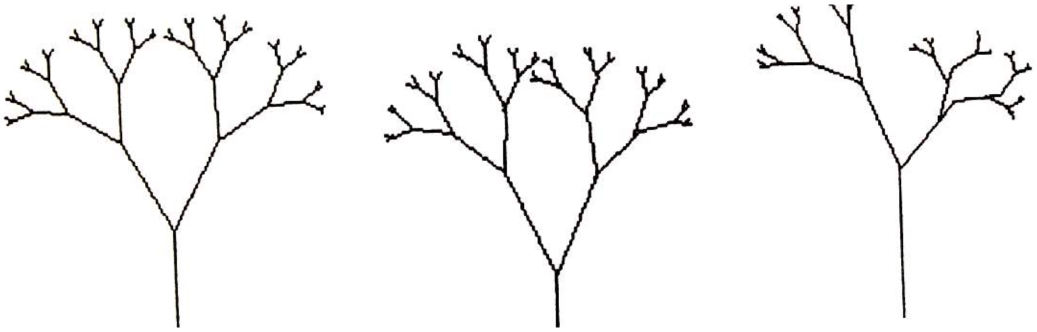


Рис. 43. Фрактальные деревья, построенные без введения случайных чисел (наверху) и с различной степенью рандомизации

Математическая концепция фрактального скейлинга (масштабной инвариантности) дает новую логику для понимания структуры, формообразования и функционирования биологических систем, генетическое кодирование и механизмы морфогенеза которых могут использоваться повторно и многократно, что обеспечивает сжатость генетической информации.

Итак, для морфологических описаний наряду с обычно используемой классической геометрией Эвклида в биологии и биомедицине все шире применяется язык фрактальной геометрии. Такой подход может быть более адекватным, а иногда и совершенно необходимым для описания биологических объектов и процессов,

поскольку они обладают фрактальными свойствами, характеризуясь фрактальной (дробной) размерностью и масштабной инвариантностью, или самоподобием (Mandelbrot, 1977, 1983; Weibel, 1991, 1993; Metzger, Krasnow, 1999; West et al., 1999; Исаева и др., 2001).

Фрактальная организация клеток и клеточных ансамблей

Фрактальная геометрия – геометрия иерархических случайных процессов и порождаемых ими структур – применима к описанию клеточной морфологии от субклеточного до надклеточного уровня. Цитоплазма эукариотических клеток фрактальна (Aon, Cortassa S., 1994); в сущности, фракталоподобна организация всех субклеточных структур, и примеры бесчисленны. Ограничимся лишь иллюстрациями строения комплекса Гольджи (рис. 44) и организации фрактального кластера цитоскелета, или цитоматрикса (рис. 45). Как известно, особенности организации цитоскелета определяют общую морфологию клетки, также характеризующуюся квазифрактальностью. К цитоматриксу применимы и представления о перколяции – образовании связной сети, связного кластера с изменением свойств системы, подобным фазовому переходу (Де Жен, 1982; Исаева, Преснов, 1990; рис. 44).

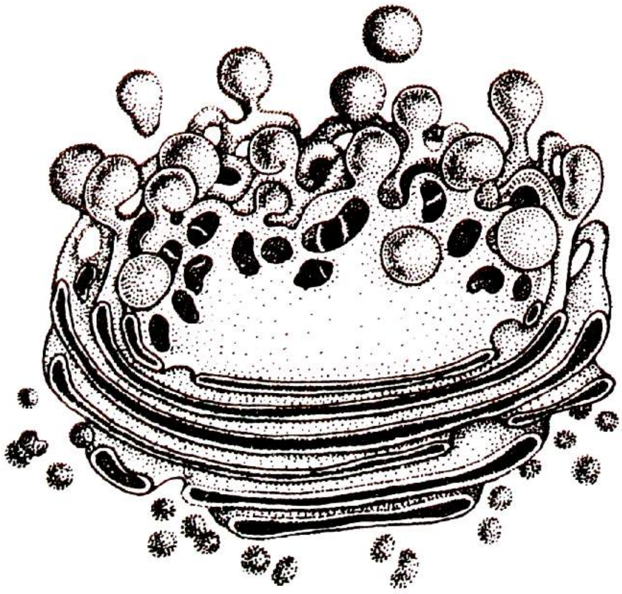


Рис. 44. Организация комплекса Гольджи

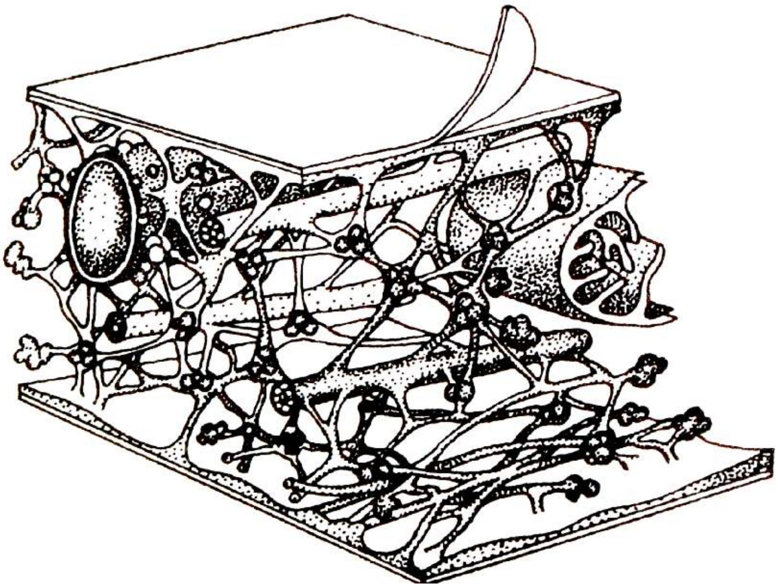


Рис. 45. Организация цитоматрикса (Исаева, Преснов, 1990; по: Porter, 1987)

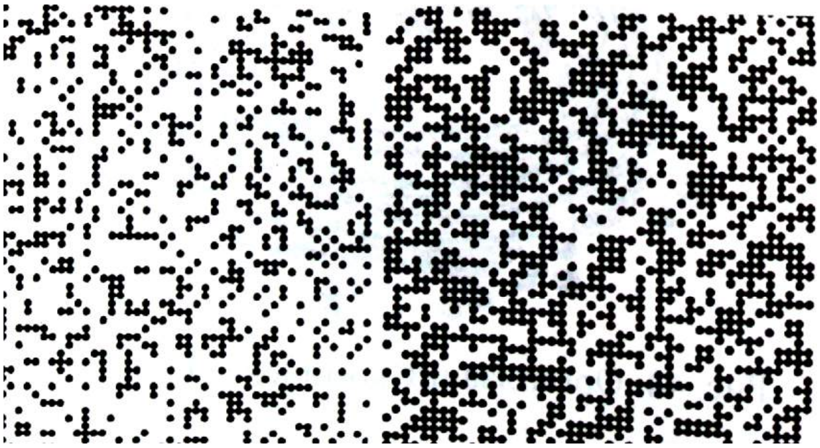


Рис. 46. Узлы решетки ниже порога перколяции (слева) и вблизи него (Шредер, 2001)

Клетки и их комплексы сложной пространственной организации, не поддающейся строгому описанию в традиционных рамках, могут быть количественным образом охарактеризованы путем определения фрактальной размерности (D) – показателя сложности пространственной организации фрактальной структуры, меры заполнения пространства этой структурой. Примером может служить определение фрактальной размерности нерегулярных клеточных ансамблей первичной мезенхимы морского ежа в однослойной культуре клеток (Каретин, Исаева, 2002).

Определение значения фрактальной размерности (методом box counting) применено для количественной характеристики морфологических паттернов культивируемых клеток первичной мезенхимы, распластанных по искусственному двумерному субстрату. Культивируемые клетки первичной мезенхимы мультиполярны и образуют многочисленные, нередко ветвящиеся филоподиальные отростки (рис. 47, а). Определение

фрактальной размерности таких клеток дает значения, варьирующие в пределах 1,5-1,6; в частности, для представленной клетки значение D = 1, 59.

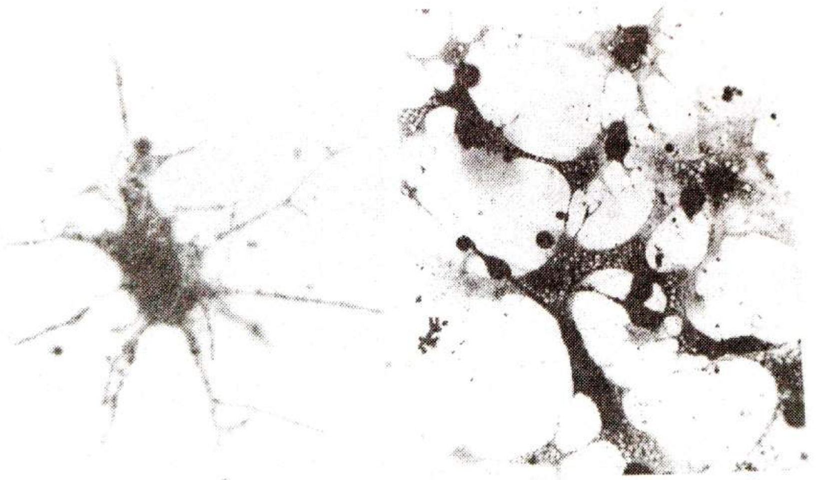


Рис. 47. Мультиполярная клетка (а) и сетчатый синцитий (б) первичной мезенхимы морского ежа (Каретин, Исаева, 2002)

Позже формируются мезенхимные сетчатые ансамбли с многочисленными отростками-«мостиками» (рис. 47, б), значения фрактальной размерности которых варьирует в пределах от 1,74 до 1,76. Так, для представленного изображения участка клеточной сети значение фрактальной размерности D = 1,74. Таким образом, в процессе цитодифференциации значение фрактальной размерности как количественный показатель сложности пространственной организации, степени расчлененности элементов мезенхимы и заполнения ими двумерного пространства, возрастает. Значения фрактальной размерности клеточных ансамблей первичной мезенхимы морского ежа оказались близки к определенным ранее для морфологически сходных клеточных сетей, например, для образцов костного мозга человека, фрактальная размерность которых варьирует в пределах 1,6 – 1,7 (Naeim et al., 1996).

Дифференцированные ансамбли культивируемых клеток первичной мезенхимы морского ежа могут продуцировать квазифрактальные спикулы личиночного скелета (рис. 48).

Рис. 48. Квазифрактальная морфология скелетной спикулы

Морфология личиночных спикул морских ежей, а также дефинитивных спикул голотурий имеет таксономическое значение – поэтому фрактальная размерность спикул может быть применена в качестве количественной характеристики при идентификации вида.

Фрактальная самоорганизация агрегирующих клеток

Классические эксперименты Вильсона по реагрегации клеток губок, продолженные другими исследователями (рис. 49), положили начало исследованиям клеточной агрегации и ее механизмов.

Рис. 49. Паттерны агрегации клеток губок (Berrill, 1961)

Были проведены исследования реагрегации эмбриональных клеток амфибий, морских ежей, млекопитающих, выявившие как общие закономерности, так и особенности реагрегации клеток разных организмов и тканей. В частности, исследования, проведенные на клетках эмбрионов морского ежа, показали, что возникающая сначала сеть реагрегирующих клеток затем распадается на отдельные «бусинки», позже отделяющиеся друг от друга и превращающиеся в плавающие «эмбриоиды» (Spiegel, Spiegel, 1975, 1986), которые способны развиваться в нормальные личинки, претерпевать метаморфоз и становиться фертильными морскими ежами (Giudice,1962; Hinegardner, 1975).

В наших опытах мы наблюдали подобные картины хаотической агрегации бластомеров морского ежа с последующим формированием эмбриоидов (рис. 50).

Рис. 50. Формирование эмбриоидов в сети реагрегирующих бластомеров морского ежа

Ранние стадии клеточной агрегации в различных системах сходны: клетки разных организмов, разных стадий развития и различного тканевого происхождения формируют хаотические кластеры различного размера и формы. Для исследования реагрегации большинства типов клеток необходима диссоциация клеточных комплексов, но эта процедура не требуется в экспериментах с суспензией клеток крови, гемальной или целомической жидкости.

Для исследования фрактальной самоорганизации агрегирующих клеток мы использовали гемоциты двустворчатого моллюска – приморского гребешка Mizuhopecten yessoensis (Деменок, Каретин, Исаева, 1997). Для моделирования фрактальной самоорганизации агрегирующих гемоцитов была применена модель агрегации, ограниченной диффузией (Державин, Исаева, 2000). Система агрегирующих in vitro гемоцитов, состоящая исходно из отдельных клеток – элементов с хаотической индивидуальной динамикой, оказалась удобной для исследования фрактальной самоорганизации, причем как общих для живых и неживых систем ее проявлений, так и специфичных для данной биологической системы клеточных механизмов биологического фракталообразования.

Защита организма моллюсков от повреждающих внешних воздействий вовлекает клеточные и гуморальные факторы и реализуется в форме защитных реакций, осуществляемые клетками гемолимфы (гемоцитами); эти же клетки, насколько известно, продуцируют вещества, определяющие гуморальный иммунитет. Гемоциты, обеспечивающие клеточный иммунитет моллюсков, действуют, подобно клеткам крови или гемолимфы других организмов, как система быстрого реагирования с функциями тромбообразования, фагоцитоза и инкапсуляции инородного материала биотического или абиотического происхождения.

Контакт гемолимфы с наружной средой вызывает немедленную, очень быстро протекающую и потому недоступную для непосредственного наблюдения агрегацию гемоцитов – проявление модифицированной in vitro реакции

тромбообразования, защитной гемостатической функции, предотвращающей потерю гемальной жидкости организмом в случае ранении.

Сразу же после перенесения свежевыделенной гемолимфы в чашку Петри одновременно с продолжающейся агрегацией происходит осаждение агрегатов: можно наблюдать лежащие на дне чашки уплощенные рыхлые агрегаты различного размера и разнообразной причудливой формы (рис. 51, а), очень сходные с фрактальными «монстрами» Мандельброта (Mandelbrot, 1983).

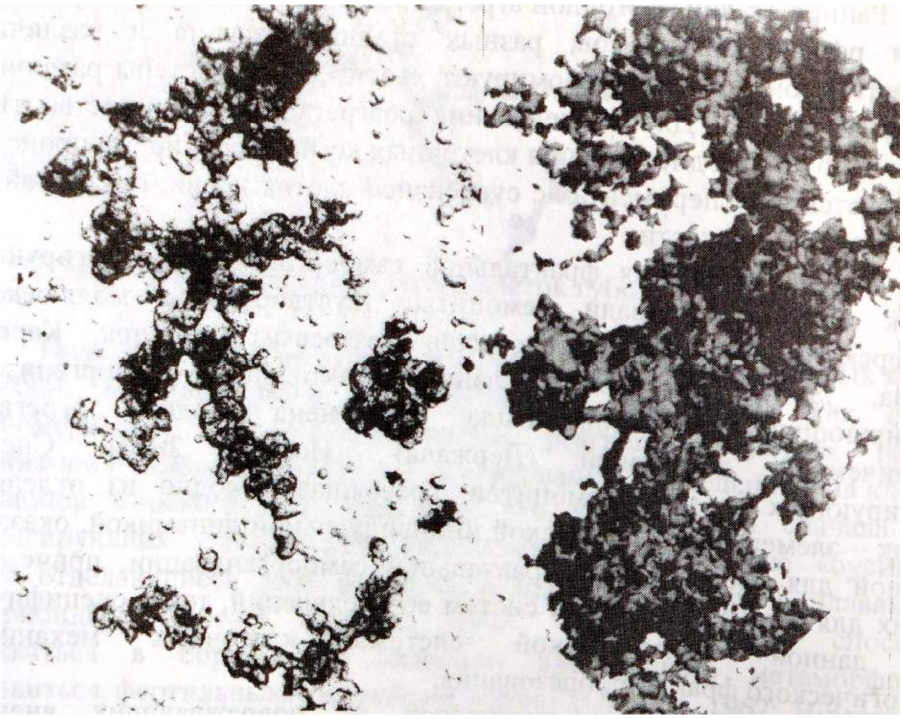


Рис. 51. Морфологическое сходство агрегата гемоцитов (а) с фракталом Мандельброта (б)

После формирования хаотических фрактальных агрегатов гемоцитов происходит их сокращение и компактизация. Компактизация завершается образованием множества правильных сферических агрегатов (рис. 52, а), сходного фрактальной структурой, названной Мандельбротом «швейцарским сыром» и имеющей фрактальную размерность (определенную для фона, т.е. «сыра», а не его «дыр») 1,9-1,99.

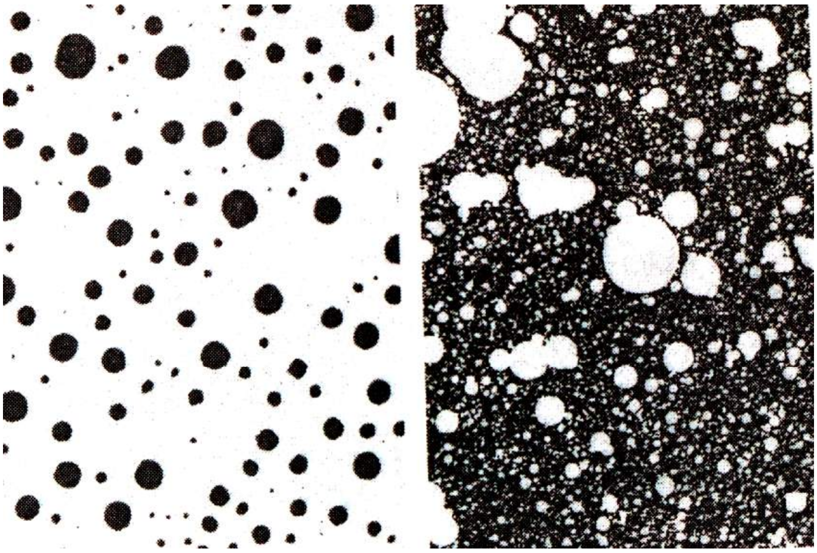


**Рис. 52. Конечная фаза агрегации гемоцитов (а)
и фрактал Мандельброта (б)**

После оседания агрегатов на дно чашек Петри гемоциты нижней поверхности агрегата, контактирующие с субстратом, прикрепляются к нему. Применение сканирующей электронной микроскопии выявляет конкурентные отношения межклеточной адгезии гемоцитов и их прикрепления к субстрату в процессе сокращения агрегатов: по периферии последних отчетливо выражено натяжение удлиненных гемоцитов, одновременного прикрепленных и к субстрату (рис. 53, 54). подобным же образом проявляется натяжение гемоцитов, образующих мостик между соседними прикрепленными к субстрату агрегатами. Последовательная покадровая микрофотосъемка одного и того же поля зрения в течение двух-трех часов демонстрирует активное сокращение клеточных агрегатов, а также сближение и объединение первоначально обособленных агрегатов, соединенных мостиком гемоцитов. При сокращении агрегатов конкуренция адгезии клетка-субстрат и клетка-клетка приводит к отрыву прикрепившихся к субстрату гемоцитов от края агрегата. В случае возникновения крупных разветвленных агрегатов контрактильная сила отрывает от субстрата периферические ветви, стягивая их в единую компактную массу. Линейные размеры агрегатов в процессе сокращения уменьшаются в несколько раз.

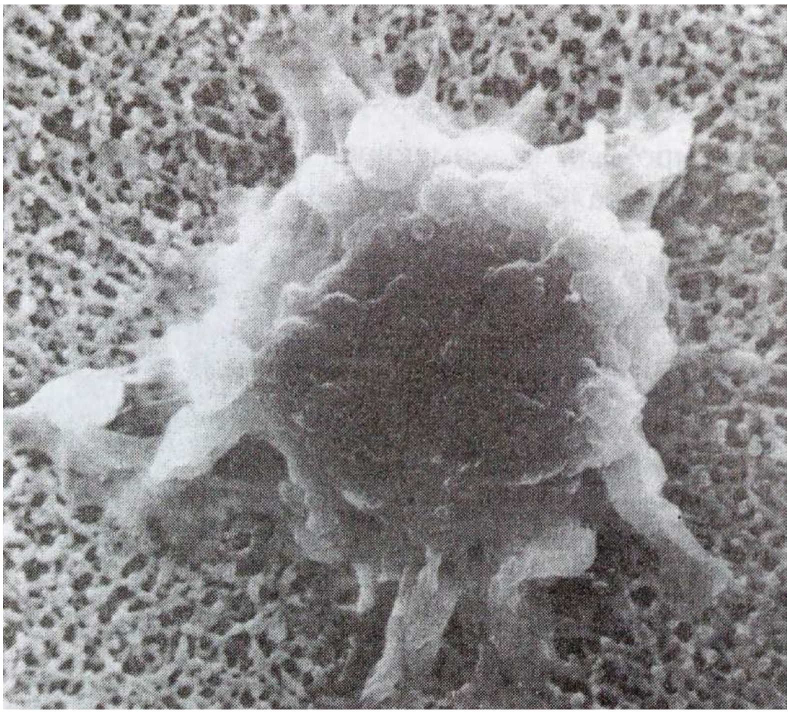


Рис. 53. Небольшой агрегат гемоцитов через 30 мин. после эксплантации (Деменок и др., 1997)

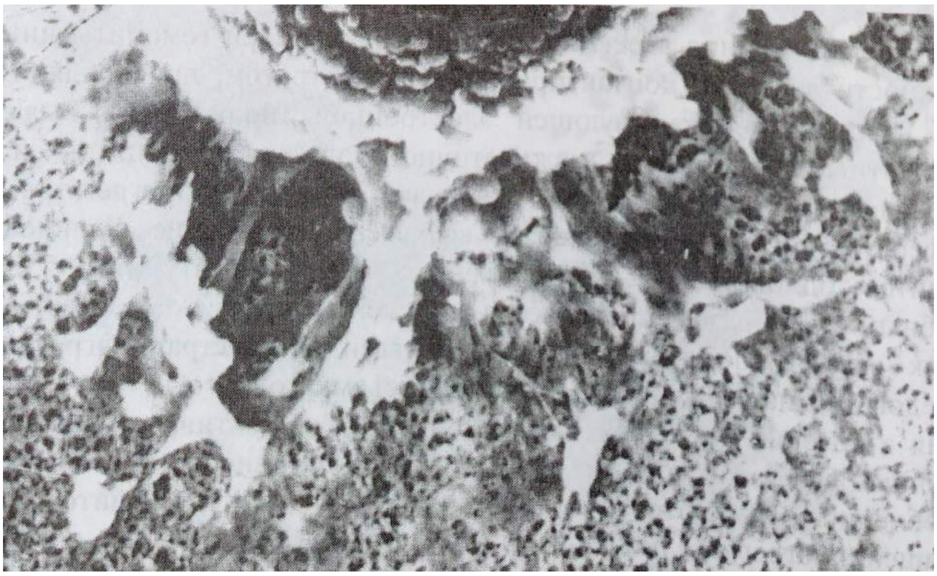


Рис. 54. Натяжение гемоцитов у нижнего края агрегата (3 часа после эксплантации: Деменок и др., 1997)

Проявления столь выраженной конкурентности отношений между силами взаимодействий клетка-клетка и клетка-субстрат возможны лишь при наличии искуственного твердого недеформируемого субстрата. Вероятно, в организме моллюска агрегат функционирует сначала как тромб, закрывающий отверстие раны, затем сокращение сгустка гемоцитов, по периферии одновременно прикрепленных к

внеклеточному веществу и/или клеткам раневой поверхности, обеспечивает стягивание краев раны.

В течение последующих нескольких часов после эксплантации и завершения компактизации агрегатов самоорганизация гемоцитов в сферических агрегатах приводит к послойному концентрическому расположению уплощенных вытянутых клеток, подобно возникающему в ходе инкапсуляции инородного тела – однако в отсутствие последнего (рис. 55).

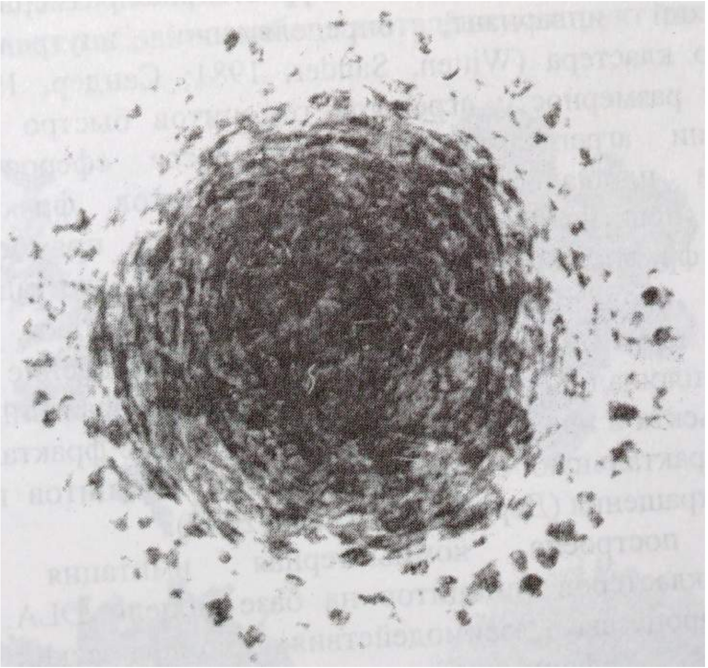


Рис. 55. Структура агрегата гемоцитов через 8 часов после эксплантации

Для исследования зависимости агрегации, сокращения и структурирования агрегатов гемоцитов от функционирования интактной системы актиновых филаментов в разные сроки после эксплантации к гемолимфе добавляли цитохалазин (B или D; 1-5 мкг/мл). Сокращение и структуризация агрегатов полностью блокируются цитохалазином, что свидетельствует о функциональной зависимости этих процессов от фибриллярного актина и выявляет биологический механизм фрактальной саморганизации данной клеточной системы. Сохранение же в среде с цитохалазином ранее образованных рыхлых агрегатов демонстрирует независимость процесса начальной агрегации клеток от функционирования актомиозиновой системы.

Таким образом, в процесссе самоорганизации гемоцитов in vitro воспроизводятся защитные клеточные реакции и защитно-морфогенетические процессы, характерные для организма: агрегация (тромбообразование), ретракция тромба и процесс инкапсуляции, причем присутствие инородного тела не является обязательным условием структурирования агрегата гемоцитов.

Определение фрактальной размерности ранних агрегатов гемоцитов дает значения D, варьирующие в пределах 1,6 - 1,7; такие значения характерны и для конфигураций,

описываемых моделью агрегации, ограниченной диффузией, фрактальная размерность которых – топологический инвариант, определяющий внутренний порядок хаотического кластера (Witten, Sander, 1981; Сандер, 1987). Значение фрактальной размерности агрегатов гемоцитов быстро падает в ходе компактизации агрегата; далее в процессе сферообразования и минимизации площади поверхности агрегатов фрактальность их организации практически исчезает. Поскольку прямое наблюдение образования фрактального кластера в результате агрегации гемоцитов невозможно, моделировалась обратная динамика морфогенеза фрактального агрегата при его сокращении. Совпадение хода кривых соотношения площади и оптической плотности изображения агрегата для реального объекта в процессе сокращения и для его фрактальной модели доказывает фрактальную сущность агрегатов гемоцитов на начальных стадиях их сокращения (Державин, Исаева, 2000).

Была построена компьютерная имитация хаотических фрактальных кластеров гемоцитов на базе модели DLA. Эта модель имитирует процессы взаимодействия биологических клеток и воспроизводит формирование конгломератов хаотично перемещающихся клеток. Варьируя вероятность слипания соприкасающихся клеток, можно получить различные формы – от весьма компактных, практически дисковидных, до до крайне разветвлённых, напоминающих по своей морфологии нейроны (для моделирования мы использовали программу Mirek's Cellebration; один из пользовательских dll модулей позволяет превратить этот клеточный автомат в программу DLA моделирования, а также DLA Java Applet Anna Umansky; программа Sergey Buldyrev). Модель очень условна, так как процессы ретракции и осферивания конгломерата гемоцитов заменены меньшей вероятностью слипания, однако морфологически картины генерируемых кластеров весьма напоминают природные (рис. 56). Сходство объясняется тем, что при меньшей вероятности слипания для хаотически двигающейся частицы становятся доступны как внешние ветви конгломерата, так и его внутренние части. Можно предположить, что в первые секунды после слипания гемоцитов, ещё в суспензии, они образуют паттерн, близкий к классическому, но сразу же после слипания клетки активно формируют более тесные контакты, что превращает конгломерат в морфологически подобный тому, что возникает при низкой вероятности слипания частиц. В случае малой вероятности слипания слабо разветвленная, округлённая форма агрегата обусловлена равной вероятностью прилипания частицы к любой точке прверхности. В случае с эмбриональных клетками, где ретракция конгломератов не так ярко выражена, механизм образования конгломерата близок таковому модели DLA: клетки относительно медленно и далеко не при первом же контакте присоединяются к агрегату, изначально образуя слабо разветвлённую структуру.

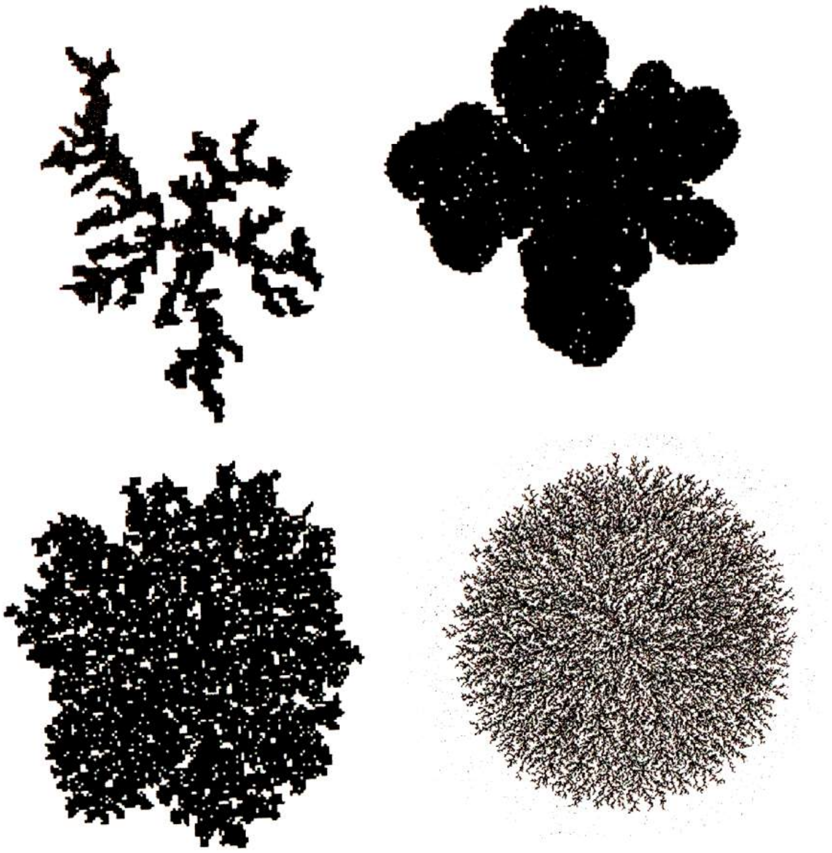


Рис. 56. Примеры имитации морфологии клеточных агрегатов моделью DLA

На рис. 57 и 58 представлены примеры псевдохаотических паттернов, генерируемых с использованием правил как классического семейства “Life”, так и семейства Neumann binary, в котором задаётся состояние центральной клетки и каждой из 8 клеток-соседей. Псевдохаотичность паттернов, определяемых всеми рассмотренными правилами, состоит в том, что поведение клеток в них строго детерминировано, и при симметричности исходного паттерна дочерние конфигурации клеток также будут симметричны и точно воспроизводимы, хаотичность же результирующего паттерна возникает как следствие уникального хаотического паттерна родительских клеток. Таким образом, мы моделируем лишь асимметричную клеточную мозаику. Однако конгломераты биологических клеток (эмбриональных клеток морского ежа и гемоцитов), возникающие в чашке Петри in vitro и столь напоминающие кластеры клеточного автомата, мыслимо представить подобной асимметричной мозаикой со строго заданными правилами поведения каждой отдельной клетки и изначально хаотичным распределением клеток в культуре.

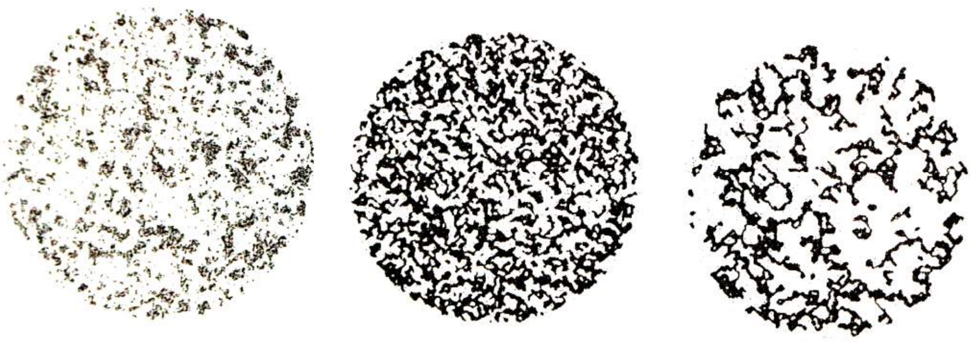


Рис. 57. Имитационное моделирование агрегации клеток различными клеточными автоматами: динамика преобразования паттерна

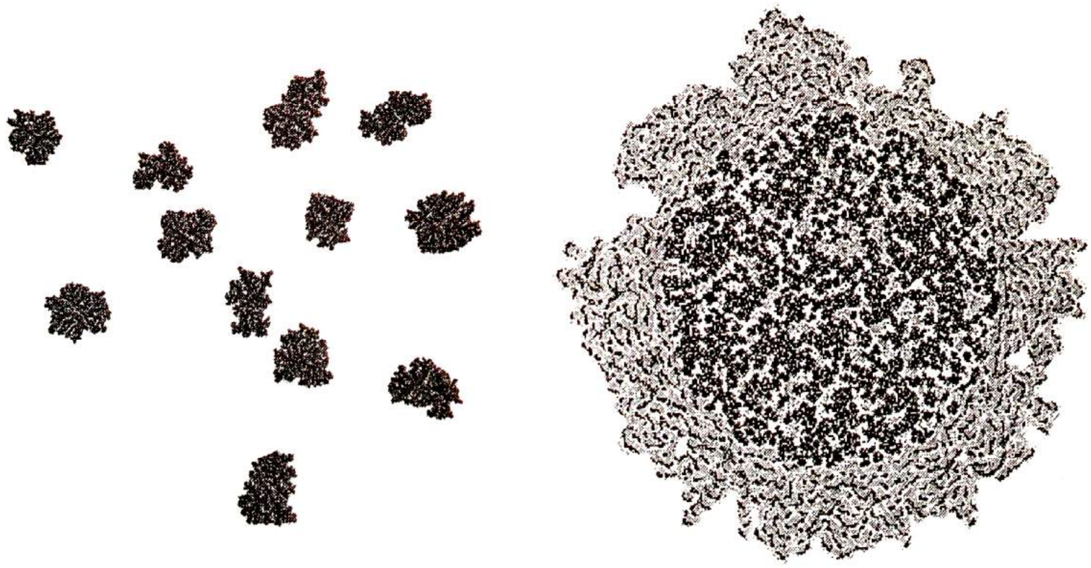


Рис. 58. Имитационные модели агрегации гемоцитов клеточными автоматами

Таким образом, в экспериментальной системе агрегирующих гемоцитов наблюдается переход от хаоса к порядку, фазовый переход состояния клеточной системы с возникновением новой «фазы» в первоначально гомогенной среде, иначе говоря, обобщенная, или глобальная катастрофа Р. Тома. Подобную глобальную катастрофу с визуализацией центров притяжения и их областей (бассейнов) действия Р. Том увидел в картинах агрегации амеб миксомицета Dictyostelium. Как и амебы миксомицета, клетки крови и гемолимфы – система быстрого реагирования, характеризующаяся хаотической динамикой и быстротой переходов из одного состояния в другое, причем предсказуемому конечному состоянию может предшествовать переходный хаос. Переходный хаос в процессе клеточной агрегации имеет фрактальную природу и подчиняется закономерностям фрактальной геометрии. В ходе агрегации гемоцитов, по-видимому, происходит и объединение возникающих фрактальных кластеров друг с другом, подобно наблюдаемому в неживой природе(Смирнов, 1991). Конечное стационарное состояние системы можно рассматривать как визуализацию исходных центров агрегации (иначе говоря, распределенных точечных аттракторов), динамика конкурентных отношений

которых в ходе агрегации и последующего сокращения возникших фрактальных кластеров проводит к образованию на дне чашки Петри сфер различного размера.

Итак, в чашке Петри можно наблюдать хаос – хаотические фрактальные кластеры. Имеет ли место хаос в морфофункционной организации клеток и тканей многоклеточных животных?

Фрактальный хаос в организации нейронов

Фрактальный анализ неоднократно применен в нейробиологии: достаточно широко использовано определение фрактальной размерности нейронов мозга и ганглиозных клеток сетчатки (Wingate et al., 1992; Kniffki et al., 1994; Smith, Neale, 1994; Smith, Lange, 1996; Smith et al., 1996; Jelinek, Spence, 1997; Jelinek, Fernandez, 1998; Fernandez et al., 1999). Показано, что арборизация нейритов осуществляется в соответствии с фрактальными принципами самоподобия и самореферентности, причем зависимость увеличения фрактальной размерности от фактора времени нелинейна (Smith, Lange 1996). Все цитированные авторы приходят к заключению о целесообразности применения фрактальной размерности для характеристики морфологии нейронов и возможности использования этой размерности в качестве дополнительного морфологического параметра для морфофункциональной классификации нейронов и ганглиозных клеток. Утверждение критически настроенных авторов (Panico, Sterling, 1995; Murray, 1995, 2003) о том, что нейроны, как и сосуды сетчатки не фрактальные, а заполняющие пространство структуры, основано на недоразумении, поскольку фрактальным структурам присуще свойство частичного заполнения пространства более высокой размерности – именно поэтому их размерность не целочисленная, а дробная. Разумеется, не все заполняющие пространство структуры фрактальны, но из этого вовсе не следует отрицание фрактальной природы всех таких конфигураций. Кроме того, Панико и Стерлинг демонстрируют неспособность компьютерной программы, рассчитывающей фрактальную размерность, отличать фрактальные изображения от образов, лишенных фрактальных характеристик – но в программы для определения размерности не входит задача распознавания фрактальных структур, это должны делать исследователи, а не машина.

Применение для определения фрактальной размерности нейронов и ганглиозных клеток сетчатки классического метода разбиения изображения на квадратные ячейки все меньшего размера с подсчетом числа квадратов, включающих часть анализируемой структуры (box-counting method) наряду с другими методами определения фрактальной размерности привело авторов таких исследований к заключению о близости значений фрактальной размерности нейронов, полученных разными методами (Wingate at al., 1992; Smith, Lange, 1996; Smith et al., 1996). Показано также, что одинаковыми значениями фрактальной размерности могут обладать нейроны различной морфологии, отростки которых в равной мере заполняют двумерное пространство (Smith, Neale, 1994; Smith, Lange, 1996; Smith et al., 1996). Поэтому значение фрактальной размерности, помогая количественно охарактеризовать степень сложности организации нейронов, нередко оказывается недостаточным для их классификации; в таком случае необходимо дополнительное применение других количественных параметров, например, числа ветвей первичных дендритов, топологических характеристик ветвления дендритов, показателя лакунарности (Wingate

at al., 1992; Kniffki et al., 1994; Smith, Lange, 1996; Smith et al., 1996; Jelinek, Spence, 1997; Jelinek, Fernandez, 1998; Costa et al., 2002). Поскольку нейроны, как и другие квазифрактальные биологические объекты, представляют собой фракталы с неоднородным распределением точек множества, или мультифракталы, для характеристики морфологии нейронов перспективно использование методов мультифрактального анализа (Smith et al., 1996; Fernandez et al., 1999; Costa et al., 2002).

Ганглиозные клетки сетчатки, нейриты которых ветвятся практически в одной плоскости – планарная модельная система, широко используемая для определения фрактальной размерности, достигающей у этих клеток значений 1.6-1.7 (Caserta et al., 1990; Wingate et al., 1992; Jelinek, Spence, 1997; Jelinek, Fernandez, 1998; Fernandez et al., 1999). Другая планарная модель для изучения квазифрактальной организации нейронов – культивируемые в однослойной культуре нервные клетки, в частности, нейроны спинного мозга мыши (Smith, Neale, 1994; Smith, Lange, 1996;), фрактальная размерность которых варьировала от 1.2 до 1.5 у клеток разных типов, возрастая по мере их дифференцировки. Были проведены также исследования с использованием двумерных черно-белых изображений трехмерных нейронов мозга млекопитающих; значения их фрактальной размерности, полученные путем использования метода разбиения на квадраты, варьировали в пределах 1.2 –1.6 (Kniffki et al., 1994; см. также Smith et al., 1996).

Нами рассмотрена квазифрактальная организация нейронов рыб, ранее в таком аспекте не исследованных (Исаева, Пущина, Каретин, 2004). Определение значения фрактальной размерности применено для количественной характеристики морфологических паттернов некоторых типов нейронов головного мозга опистоцентра *Pholidapus dybowskii* и кеты *Oncorhynchus keta*; для сравнения использованы также некоторые нейроны мозга человека. Для выявления морфологии нейронов был применен классический быстрый хромо-серебряный метод Гольджи. Фрактальная размерность изображений была определена методом box-counting с помощью компьютерной программы анализа изображений ImageJ 1.20s (http://rsb.info.nih.gov.il, автор Wayne Rasband).

В нашей работе были выбраны несколько типов нейронов мозга рыб с достаточно четко выраженными морфологическими различиями и определена фрактальная размерность малых выборок таких нейронов классическим методом разбиения на квадраты с целью поиска корреляции значения фрактальной размерности с морфофункциональной организацией анализируемых нейронов. Поскольку определяемое для какого-либо единичного объекта значение фрактальной размерности представляет собой интегральную, статистическую характеристику фрактальных свойств этого объекта, мы сочли возможным для начального поискового исследования ограничиться одним методом определения фрактальной размерности и небольшим числом (4-7) исследованных клеток каждого типа. Были использованы изображения проекций трехмерных клеток на двумерную плоскость, что, разумеется, представляет собой упрощение, вносящее некоторую погрешность в определяемое значение фрактальной размерности, однако эта погрешность однородна для всех изображений, полученных и сравниваемых друг с другом на основе единой стандартной методики.

На рис. 59 представлены изображения трех типов нейронов опистоцентра, расположенные в порядке возрастания фрактальной размерности (рис. 1, а-в), а также двух типов нейронов кеты (рис. 1, г, д).

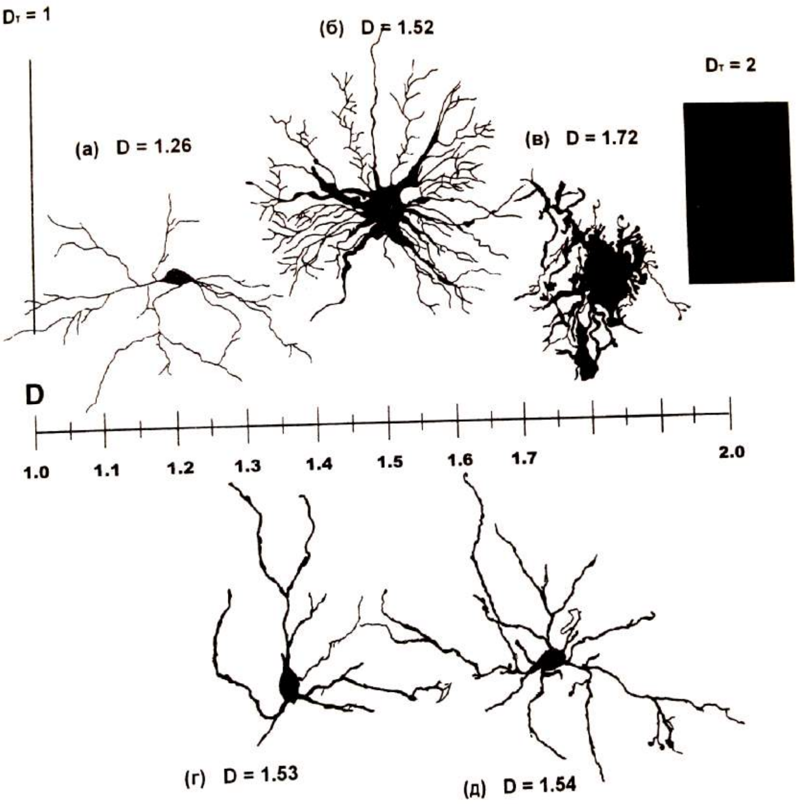


Рис. 59. Фрактальная размерность (D) изображений различных типов нейронов головного мозга опистоцентра (а – горизонтальный биполяр Люгаро, б – многодендритный нейрон Гольджи, в – нейрон слухового бугорка) и кеты (г – пирамидоподобный нейрон, д – звездчатый нейрон)

Для наглядности на рисунке изображены также два объекта канонической целочисленной размерности: линия, топологическая размерность которой равна 1, и двумерный объект – плоскость, с топологической размерностью, равной 2. В промежутке между этими целочисленными значениями размерности расположены в порядке увеличения значения фрактальной размерности анализируемых объектов, представленных проекциями на плоскость очертаний нейронов (исходно лежащих в трехмерном пространстве). Все нейроны характеризуются дробной, фрактальной размерностью – количественным показателем заполнения двумерного пространства силуэтом нейрона – значения которой даны для каждого отдельного изображения, а также нанесены на шкале (рис. 59).

Веретеновидные биполярные нейроны Люгаро инфраганглионарного сплетения мозжечка (рис.1, а) – высокодифференцированные короткоаксонные проекционные нейроны – характеризуются невысокой фрактальной размерностью, варьирующей в пределах 1.22 – 1. 31. Такое значение D коррелирует с относительно простой клеточной морфологией: от тела нейронов отходят 2-3 инициальных дендрита с 4-6 последующими дихотомическими ветвлениями.

Численное значение фрактальной размерности многодендритных звездчатых короткоаксонных клеток Гольджи II типа (рис.1, б) – высокодифференцированных

элементов парагенглионарной области мозжечка – варьирует от 1.52 до 1.64. Высокое значение фрактальной размерности этих клеток определяется большим числом первичных дендритов, многократно ветвящихся и несущих многочисленные шипики.

Еще выше значение фрактальной размерности вставочных (D=1.62-1.69) и проекционных (D=1.70-1.72) нейронов слухового бугорка (полулунного торуса) опистоцентра: это нейроны с большим числом первичных дендритов с низким уровнем разветвленности, в отдельных случаях образующих варикозные расширения (рис.1, в).

В этом морфологическом ряду увеличение численного значения фрактальной размерности весьма очевидным образом коррелирует с возрастанием степени морфологической расчлененности пространственной организации клеток и ветвящихся дендритных отростков.

Пирамидоподобные и звездчатые аллодендритные клетки паллиума кеты – проекционные нейроны с шипиками (рис. 1, г, д) – характеризуются весьма обычным для нейронов позвоночных значением фрактальной размерности 1.51-1.55, что определяется морфологией относительно немногочисленных, с немногими ветвями, но занимающих сравнительно большую площадь, дендритов.

Использованные для сравнения изображения нейронов человека: звездчатых (рис. 60, а) и пирамидных (рис. 60, б) клеток коры – гетеротипических элементов с обширными связями с ассоциативными областями – обладают сложной пространственной организацией ветвящихся и несущих многочисленные шипики дендритов и соответственно высоким значением фрактальной размерности, варьирующим в пределах 1.64-1.67. Терминальный отрезок апикального дендрита пирамидного нейрона срезан – он покидает пределы гетеротипического слоя и ветвится в I-ом слое коры, не участвуя в формировании анализируемого фрактального паттерна нейрона.

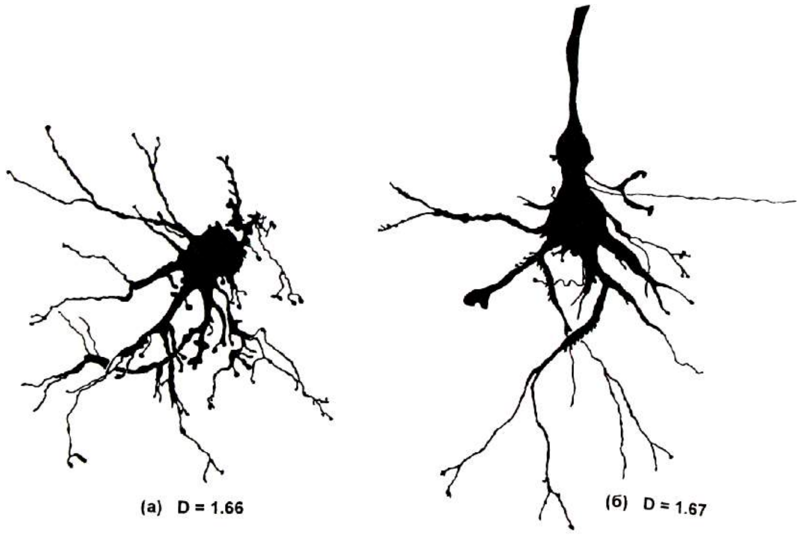


Рис. 60. Фрактальная размерность (D) нейронов верхней височной коры человека (а– звездчатый нейрон, б – пирамидный нейрон, терминальный отрезок апикального дендрита которого срезан)

Найденные нами значения фрактальной размерности нейронов в пределах от 1.2 до 1.7 вполне соответствуют полученным другими исследователями значениям D для разных типов нейронов. Выявленная нами корреляция значения фрактальной

размерности с визуально оцениваемой степенью сложности пространственной организации нейронов также согласуется с результатами других работ: повышение значения фрактальной размерности на 0.1 – 0.2 соответствует весьма существенному усложнению морфологического паттерна нейронов.

Из проанализированных клеточных типов биполяры инфраганглионарного сплетения мозжечка опистоцентра, так называемые клетки Люгаро, являются элементами, обладающими наиболее низким значением фрактальной размерности D=1.22-1.31. Многодендритные нейроны Гольджи характеризуются более высоким значением D=1.52-1.64. И те, и другие клетки у рыб причисляются к разновидностям одного и того же функционального типа (Puschina, Varaksin, 2002). Нейроны Люгаро опистоцентра локализованы не в собственно гранулярном слое (такой паттерн распределения выявлен у млекопитающих), а в области инфраганглионарного сплетения ганглиозных клеток Пуркинье, причем у опистоцентра популяция нейронов Люгаро содержит как горизонтально, так и вертикально ориентированные биполяры (Пущина, Вараксин, 2001). Многодендритные нейроны Гольджи являются крайне «нагруженными» в функциональном отношении клетками, воспринимающими разномодальную информацию. Это крупные нейроны с большим числом первичных дендритов, которые в свою очередь также имеют высокий порядок ветвления, причем количество таких клеток у опистоцентра невелико. Таким образом, нейроны Гольджи, имеющие комплексную организацию, интегрируют большее число функций, нейроны же Люгаро выступают в качестве узкоспециализированных клеток, чем и определяются их сравнительно низкая фрактальная размерность.

Нейроны паллиума кеты могут быть отнесены к классу специализированных (аллодендритных) клеток. В первую очередь это касается пирамидоподобных клеток (D=1.53), характеризующихся наличием сильно развитой сети базальных дендритов, что делает их во многом сходными с пирамидными нейронами коры полушарий большого мозга высших позвоночных. Мультиполярные радиальные нейроны (D=1.51-1.56) расположены в глубоких слоях периферических зон паллиума и в центральной зоне. Степень ветвления их дендритов не превышает 3-4 уровней, аксон часто отходит не от тела нейрона, а от проксимального участка инициального дендрита. Исследования различных авторов и собственные данные приводят к выводу о том, что в паллиуме костистых рыб отсутствуют высокодифференцированные короткоаксонные звездчатые нейроны, наличие которых определяет черты прогрессивной специализации конечного мозга. Таким образом, аллодендритные нейроны паллиума кеты являются примером менее дифференцированного клеточного типа, чем нейроны мозжечка.

У нейронов слухового бугорка (полулунного торуса) опистоцентра обнаружено наиболее высокое значение фрактальной размерности, что отражает их высокую морфологическую расчлененность. Среди проанализированных клеток вставочные (ретикулярные) нейроны характеризуются более низким значением D=1.56-1.69. У крупных проекционных клеток фрактальная размерность достигает D=1.68-1,72. Предварительные исследования, проведенные на опистоцентре, показали, что в полулунном торусе, являющемся примордиальным морфофункциональным эквивалентом нижней пары четверохолмия млекопитающих (Wullimann, 1997), нейроны различных функциональных типов не образуют стратифицированной структуры – скорее же организация слуховой области таламуса у этого представителя костистых рыб представлена совокупностью нейронов, организованных в слабо дифференцированные

диффузные, напоминающие ядра, образования. Напомним, что ядерная структура, в отличие от структуры экранного типа является примером иного, более низкого уровня нейронной организации (Савельев, 2001). Наконец, ретикулярная нейронная организация оказывается наименее дифференцированной и подразумевает сетчатый, не локализованный паттерн распределения нервных (в основном ретикулярных) клеток. У опистоцентра в зоне слухового бугорка – полулунного торуса – реализован переходный между ядерным и ретикулярным тип организации. Проанализированные клеточные типы являют примеры высоко расчлененных глиоподобных структур; нейроны сочетают в себе морфологические признаки глиальной и ретикулярной клетки, что определяет их как малодифференцированные функциональные единицы. Относительно низкий уровень дифференцировки этих клеток проявляются в наличии большого числа первичных дендритов, имеющих низкий порядок последующего ветвления, отсутствии элементов микроцитоскульптуры на поверхности дендритов и отсутствии качественных параметрических отличий между проекционными (длинноаксонными) и ретикулярными клетками. Указанные критерии позволяют заключить, что высокие значения фрактальной размерности данных клеток являются следствием их структурной недифференцированности и глиоподобности.Таким образом, высокая расчлененность клеток слухового бугорка опистоцентра и вытекающая из нее высокая фрактальная размерность не свидетельствует о дифференцированности данного клеточного типа, а наоборот, является маркером слабо специализированной глиоморфной структуры.

Итак, схема (рис. 1) демонстрирует возрастание фрактальной размерности по мере уменьшения специализированности нейрональных типов рыб.

Пирамидные и не пирамидные нейроны височной коры человека были исследованы с целью сопоставления (в самом первом приближени) фрактальных свойств клеток низших и высших позвоночных. Для приведенных нейронов коры характерны высокие значения фрактальной размерности D=1.66-1.67.

По данным, приводимым Смитом и Ланге (Smith, Lange, 1996), двигательные кортикальные пирамидальные нейроны кошки морфологически значительно сложнее, чем у приматов, что предположительно объясняется их большей специализацией и меньшим числом функций у обезьян; сложность же организации клеток глии Бергмана, оцениваемая по значению D, убывает в ряду крыса>обезьяна>человек, т.е. у более мелких и филогенетически менее высоко организованных животных глиальные клетки характеризуются более высокой фрактальной размерностью и предположительно выполняют более сложные функции. Наши данные на нейронах опистоцентра подтверждают это заключение о корреляции относительно низких значений фрактальной размерности с узкой специализацией клетки, а высокой фрактальной размерности, наоборот, с меньшей функциональной специализацией нейронов.

Дизайн ветвящихся фрактальных биологических структур оптимален для выполнения функций распределения потока внешней среды внутри организма животного (Weibel 1991, 1994; Goldberger, 1997; Исаева и др., 2001). Как полагает Смит, фрактальная морфология дендритов нервных клеток подобным же образом оптимизирована для выполнения функции передачи потока информации (Smith, Neale, 1994; Smith, Lange, 1996) – можно лишь присоединиться к этому мнению. Рецепторные поля дендритов осуществляют сбор и обработку информации, передаваемой к телу нейрона; терминальные ветви аксона передают результирующий сигнал на выходе.

Работами группы Смита показано, что ветвящиеся дендриты и терминальная арборизация аксона различаются значением фрактальной размерности – и здесь фрактальная размерность может служить полезным количественным дескриптором (см. Smith, Lange, 1996). Фрактальная размерность, вероятно, может служить маркером возрастного изменения морфологических свойств нервных клеток в растущем и зрелом организме (Smith, 1994). По данным Смита с соавторами, возрастание значения фрактальной размерности на 0,1 отражает усложнение морфологической организации нейронов, растущих в клеточной культуре, приблизительно вдвое (см. Smith et al., 1989; Jelinek, Fernandez, 1998). Подобное соотношение прослеживается при сопоставлении значений фрактальной размерности нейронов опистоцентра и визуально оцениваемой степени сложности морфологии клеток.

Таким образом, значение фрактальной размерности неоднозначным образом связано со сложностью морфофункциональной организации нейрона, возрастая по мере дифференциации нейронов в индивидуальном развитии и достигая наиболее высоких значений у менее специализированных, выполняющих более разнообразные функции, нейронов.

Сравнение фрактальной размерности нейронов мозга человека и исследованных представителей рыб не позволяет выявить каких-либо однозначных различий сложности организации сопоставимых морфологически и функционально нейронов. Наиболее ощутимым препятствием для установления прямой аналогии между пирамидоподобными нейронами кеты и пирамидными клетками высших позвоночных является то, что последние характеризуются более жестко детерминированным морфологическим паттерном базальных и апикальных дендритов, а также упорядоченным распределением шипиков на их поверхности. Пирамидные и звездчатые клетки коры человека – высокодифференцированные короткоаксонные клетки при выраженности экранной структуры неокортекса. По макроанатомическим критериям паллиум кеты не является аналогом такового высших позвоночных и организован в виде совокупности ядер, а не по экранному типу. У кеты как представителя костистых рыб «жесткость» морфологических параметров клеток отсутствует, следствием чего является некоторая пластичность и вариабельность морфологии типов нейронов.

Итак, значение фрактальной размерности дает количественную характеристику пространственной сложности нейрона, коррелирующую с его морфофункциональной организацией. Фрактальная размерность проекции нейрона на плоскости оказывается промежуточной между целочисленными значениями топологической размерности клеточного отростка как линии (D=1) и двумерного пространства (D=2), заполняемого ветвящимися нейритами. Фрактальная размерность достигает наиболее высоких значений у менее специализированных, выполняющих более разнообразные функции нейронов, тогда как нейроны узкой специализации характеризуются относительно низкой фрактальной размерностью.

Квазифрактальность и вариабельность организации еще более выражены при рассмотрении морфологии и анализе фрактальной размерности групп нейронов рыб (рис. 61).Значение фрактальной размерности D=1.65, определенное для группы нейронов полулунного торуса опистоцентра (рис. 61), не превышает обычных значений, характеризующих отдельные нейроны этого типа.

Рис. 61. Кластер глиоподобных нейронов полулунного торуса опистоцентра

Близость значений фрактальной размерности отдельных нейронов и фрагмента их сети свидетельствует о квазифрактальной организации кластера нейронов. Ранее уже было показано, что сети нейронов характеризуются проявлениями фрактальной организации как в пространстве, так и во времени (Walishewski, Konarski, 2002).

Поскольку при определении фрактальной размерности нейронов используется изображение клеточного тела с отходящими от него и ветвящимися вблизи тела клетки дендритами, тогда как получить при этом полное изображение аксона на всем его протяжении практически невозможно, то основной вклад в определяемое значение фрактальной размерности вносится именно структурой дендритов. Известно, что основная функция дендритов – получение входящей информации, а также обработка и интеграция генерируемых синапсами сигналов (Stern, Marx, 2000; Barinaga, 2000): “дендриты – мозг нейронов»” (J. Eberwine, цит. по: Barinaga, 2000). Различный паттерн дендритов обеспечивает выполнение нейронами специализированных задач (Häusser et al., 2000). Количественные морфологические характеристики для идентификации разных типов нейронов могут включать как фрактальную размерность, так и топологические характеристики ветвления дендритов. В этом случае можно получить и индивидуальное, неповторимое сочетание нескольких характеристик – «портрет» каждого нейрона, и выделить общие черты, типичные для определенных классов нейронов.

Известно, что рост нейритов, их ветвление и установление межнейрональных связей определяется множеством генетических и эпигенетических факторов. Рост ветвящихся дендритов зависит от динамического поведения конусов роста – активных структур отрастающих кончиков дендритов, направление роста, удлинение и ветвление которых определяются локальным окружением клетки (см. Kniffki et al., 1994). Прослежено быстрое образование шипиков и быстрый морфогенез дендритов при стимуляции в эксперименте – таким образом локальная активность формирует структуру нейронов и их контуров (Barinaga, 1999; Malevic-Savatic et al., 1999). Наиболее детально исследованы молекулярные механизмы, ответственные за направление роста и ветвление аксонов, как и формирование высоко точного паттерна

межнейрональных связей. Навигация растущего конуса роста нейронов направляется непрерывной интеграцией позитивных и негативных сигналов окружения (Dickson, 2002). Найдены свидетельства перепроизводства и конкуренции нейронов, их отростков и синапсов в развивающейся нервной системе позвоночных (см. Rakic et al., 1986; Савельев, 2002). Конкуренция на клеточном уровне неизбежно порождает элементы хаоса (случайности, вариабельности), выявленные в организации сетей нейронов; частично хаотический режим, связанный со способностью контуров нейрональных связей и сетей нейронов к самоорганизации – нормальная характеристика функционирования нервной системы (Goldberger et al., 1990; Schiff et al.,1994). Фрактальная структура нейрона, возможно, связана с проявлениями хаоса в нервной системе (Goldberger et al., 1990).

Элементы хаоса выявлены в функционировании нейронов и их сетей, найдена хаотическая фрактальная динамика на электроэнцефалограммах человека, причем именно хаотическая динамика функционирования нервной системы организма оказалась нормальной, тогда как избыточно упорядоченный режим свидетельствует о патологии (West, Goldberger, 1987; Голдбергер и др., 1990). Например, патологическая периодичность в функционировании нервной системы проявляется при эпилепсии, паркинсонизме, маниакально-депрессивном психозе.

Самоорганизация как способность к формированию разнообразных пространственно-временных паттернов в высокой степени проявляется нервными клетками. Дж. Эдельмен (G. Edelman) отмечает поразительное разнообразие и сложность организации мозга; даже у близнецов найдены очень большие различия нейронной организации. Полиморфизм и вариабельность нейронной организации позволяет мозгу реагировать на разнообразие среды (Tononi, Edelman, 1998). В клеточной культуре обнаружена самоорганизация нейронов – синхронизация активности двух взаимосвязанных нейронов и групп, состоящих из большего числа нейронов. Самоорганизация нейронных сетей, как и проявления хаоса в их морфологии и функционировании обеспечивают адаптацию к хаотически изменяющейся и непредсказуемой среде обитания.

Иная стратегия построения сети нейронов выявляется у организмов с жестко детерминированным развитием и малым постоянным числом клеток, что наиболее выражено у круглых червей. У детально исследованного C. elegans, организм которого в дефинитивном состоянии содержит 959 клеток (не считая половых, число которых непостоянно), нейронная сеть включает 302 клетки, образующих около 8 тысяч синапсов (Sulston et al., 1983; White et al., 1986; см. также Воронов, 2003). Нейронная сеть нематод, несомненно, одна из самых простых среди представителей Bilateria. Более простой, по-видимому, можно считать сеть нейронов представителей Radiata, например, гидры и других Cnidaria. Простота организации нервной системы C. elegans проявляется не только в относительно малом числе составляющих ее элементов и их синаптических связей, но также в относительно малом числе ветвлений отростков нервных клеток. Сопоставляя общее число клеток в организме с числом нейронов в у этого червя и человека (число всех клеток в организме человека оценивается числом 10 в степени 14, число нейронов – 10 в степени 10-11), Свердлов (2003) подчеркивает несоответствие огромного различия сложности организации этих двух видов при малом различии числа генов (соответственно 19000 и 30000-40000). По нашему мнению, в самом общем виде это объясняется нелинейностью возрастания сложности системы за счет

самоорганизации, внутренних взаимодействий элементов системы на всех уровнях ее биологической организации.

Физики, специализирующиеся в области явлений и структур, описываемых моделью агрегации, ограниченной диффузией, DLA, рассматривают квазидвумерные нейроны сетчатки как фрактальный объект, количественно характеризуемый фрактальной размерностью около 1.6-1. 7, морфогенез которого имитируется моделью DLA (Stanley, 1989; Caserta et al., 1990). Возражение против применения этой модели нередко сводится к утверждению того факта, что фрактальная размерность нейронов не достигает значений, характерных для модели DLA (Smith, Neale, 1994; Kniffki et al., 1994). Однако модель агрегации с взаимодействием дает существенно более низкие значения фрактальной размерности, D = 2.5; это ведет к заключению, что морфология нейронов не представляют собой результат чисто стохастического процесса, на морфогенез растущих отростков клетки существенное влияние оказывают локальные взаимодействия нейрона с его окружением (см. Kniffki et al., 1994). Компьютерные модели кластеров агрегации, ограниченной диффузией (DLA Java Applet), на ранних этапах построения с использованием модифицированных параметров также имеют существенно меньшие 1.7 значения фрактальной размерности. С другой стороны, можно отметить также, что фрактальная размерность некоторых нейронов мозга опистоцентра достигает 1.7 – значения, характеризующего кластеры DLA. Мерри считает необходимым при построении модели учитывать биологические механизмы морфогенеза моделируемых объектов (Murray, 1995). Однако характерная особенность и достоинство фрактальных моделей – их общность для широкого круга структур неживой и живой природы, биологические же процессы, порождающие квазифрактальные структуры, оказываются частными механизмами реализации квазифрактального морфогенеза, различными даже в разных биологических системах, например, при морфогенезе дыхательной системы (Metzger, Krasnow, 1999) и агрегации гемоцитов (Державин, Исаева, 2000).

Кроме того, морфогенез многих природных фрактальных объектов, в том числе нейронов, может детерминироваться не одним единственным алгоритмом построения, а несколькими последовательно сменяющими друг друга алгоритмами (Smith et al., 1996). Простая последовательная смена параметрических значений при использовании одной и той же модели агрегации, ограниченной диффузией (DLA Java Applet) приводит к появлению паттернов, более близко имитирующих морфологию нейронов по сравнению с классической моделью DLA (рис. 62).

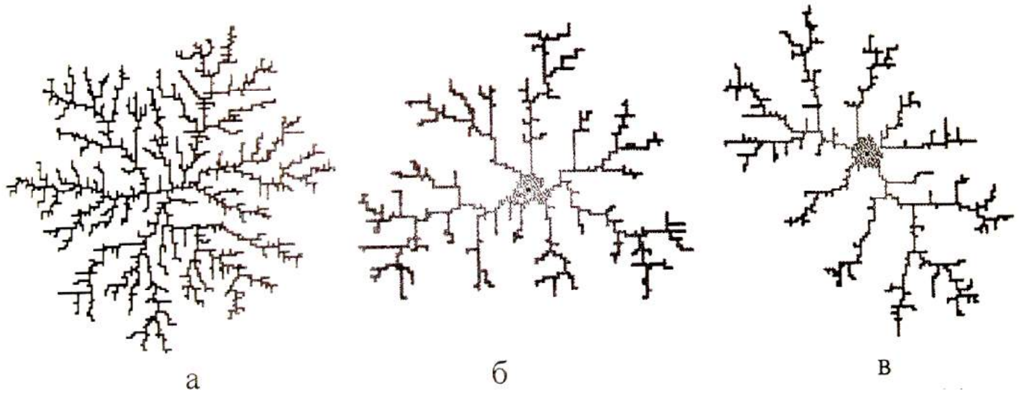


Рис. 62. Паттерны модели DLA, построенные при неизменных (а) и последовательно изменяемых (б, в) значениях параметров

В качестве более абстрактной имитации, не претендующей на научную точность, но скорее являющейся некоей визуализацией многих процессов морфогенеза, можно рассматривать имитацию направленного роста биологической структуры, в данном случае отростков нейрона, определяемого градиентом фактора роста или морфогена, с использованием той же модели DLA (рис. 63, б). Подобные паттерны этой модели имитируют уже некое морфогенетическое поле с различным распределением «морфогена» (рис. 63, а, б, в) или взаимодействием хаотических фрактальных кластеров (рис. 63, г).

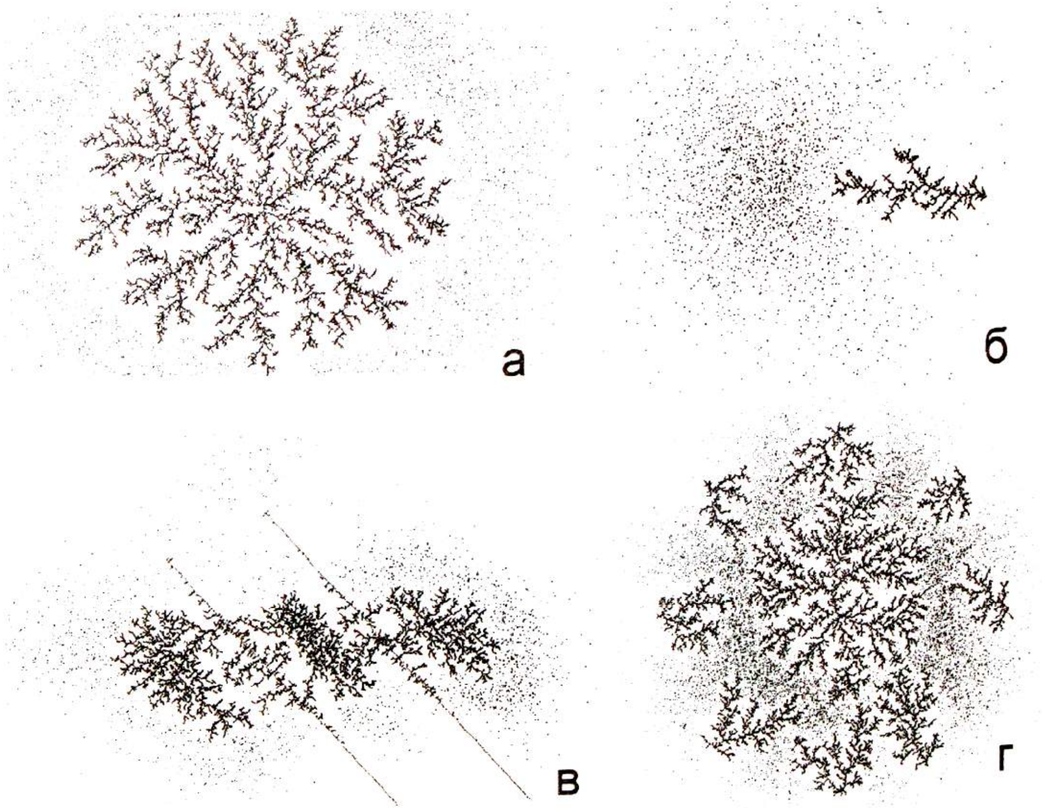


Рис. 63. Моделирование направленного роста кластеров DLA:
а – кластер в изотропной среде; б – векторизованный рост;
в – рост в анизотропной среде; г – взаимодействие нескольких кластеров

Морфогенез подобных структур сочетает в себе упорядоченность и хаос, ограниченную детерминированность и непредсказуемость, связь локальной структуризации и глобального паттерна. Детерминированный хаос как основы формообразования делает модель DLA достаточно корректной для моделирования соответствующих природных систем, обладающих тем же свойством. Детерминированность роста кластера DLA определяется направлением притока новых частиц и правилами их связывания между собой. Меняя эти параметры и вводя новые, можно создавать достаточно объективные модели очень широкого спектра природных процессов.

Более специализиронные компьютерные модели представляют собой так называемые «нейронные сети», близкие к клеточным автоматам и способные к самоорганизации с установлением связей между различными элементами.

Фракталы и хаос в организме

Попытаемся рассмотреть проявления хаоса в морфологической организации некоторых квазифрактальных структур многоклеточных животных. Многие биологи весьма скептически относятся к утверждениям о возможности проявлений хаоса в живой природе, поскольку отождествляют хаос с беспорядком, нерегулярностью, непредсказуемостью. Вспомним, что процессы, именуемые в современной науке хаотическими, как и порождаемые ими хаотические структуры, сочетают детерминированность и случайность, ограниченную предсказуемость и непредсказуемость; оба полюса – порядок и хаос – не существуют в чистом виде.

К квазифрактальным объектам относятся организмы с повторяющимися модульными элементами - растения и колониальные животные, в частности, гидроиды (рис. 64) и корнеголовые ракообразные, некоторые представители которых на паразитической стадии жизненного цикла имеют колониальную организацию, например, Peltogasterella gracilis.

Рис. 64. Участок колонии гидроида Obelia longissima

Применение техники культивирования in vitro позволило визуализировать колониальное, нерегулярное и хаотизированное строение этих паразитических ракообразных с множеством модульных элементов репродуктивной и трофической систем, интегрированных в колониальный организм высшего порядка – т.е. квазифрактальный объект, характеризующийся структурным самоподобием (Исаева и др., 1999; Шукалюк, Исаева, 2000). Наличие двух основных модулей - трофического и репродуктивного - дает возможность сравнить организацию колонии P. gracilis с компьютерным фракталом Мандельброта (рис. 65, 66).

Рис. 65. Бластозооиды и «ламповая щетка» трофической системы Peltogasterella gracilis

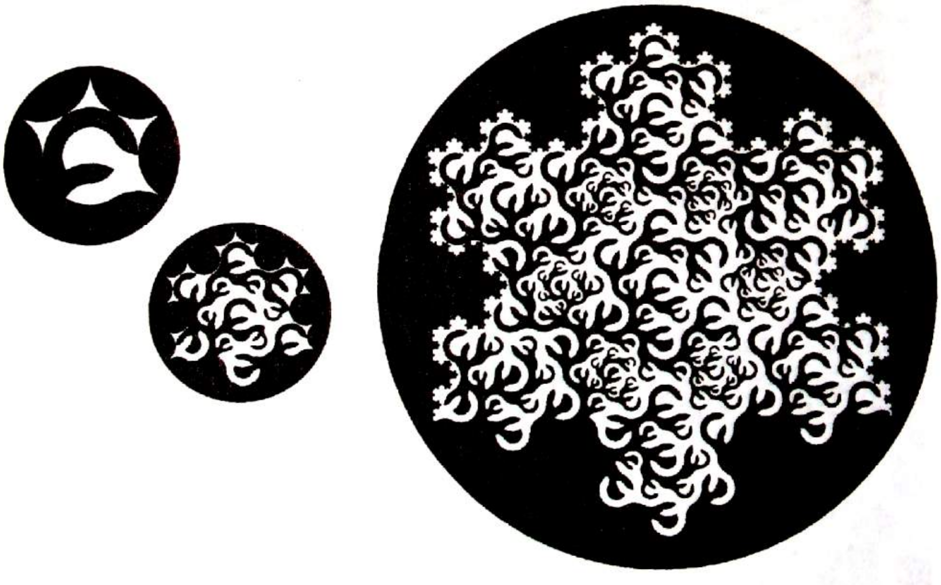


Рис. 66. Один из фракталов Мандельброта (Mandelbrot, 1983)

Разумеется, биологический морфогенез включает не только умножение числа и рост основных модулей, но также дифференциацию с развитием новых форм и структур, поэтому биологическое формообразование ближе к образам детерминированного хаоса комплексных динамических систем – знаменитому множеству Мандельброта.

По-видимому, репродуктивный потенциал почкующейся колониальной интерны P. gracilis огромен или даже практически неограничен. У этих представителей корнеголовых наблюдается отчетливо выраженная хаотизация и фрактализация паттерна с потерей на этой стадии жизненного цикла плана строения и характерных для членистоногих черт организации. Вероятно, утрата плана строения и таких базовых черт членистоногих,

давших название типу, как сегментация, расчлененность, связана с отсутствием жесткого экзоскелета на паразитической стадии - сбрасыванием оков, ограничителей морфогенеза. Общей же особенностью экологии колониальных животных оказывается прикрепленный, сидячий (иногда пелагический) образ жизни, для корнеголовых – внутри организма хозяина.

Фрактальность характерна отнюдь не только для колониальных и сидячих организмов. Многие структуры поверхности тела подвижных животных оказываются квазифрактальными, например, перья птиц (рис. 66).

Рис. 67. Квазифрактальность структуры пера чайки (при последовательном увеличении)

В то время как у прикрепленных к субстрату организмов обычна фрактализация наружной поверхности, увеличивающая площадь раздела организм-среда, у подвижных многоклеточных животных осуществляется фрактализация внутренней поверхности (необходимо заметить, что с топологической точки зрения эта поверхность также является наружной и выполняет те же биологические функции интенсификации обмена со средой). Организм многоклеточных животных заполнен фрактальными структурами, возникающими на базе эпителиальных и мезенхимных морфогенезов. В большей мере исследовалась и моделировалась фрактальная организация ветвящихся эпителиальных структур, прежде всего бронхиального дерева и сосудистой системы млекопитающих (рис. 68).

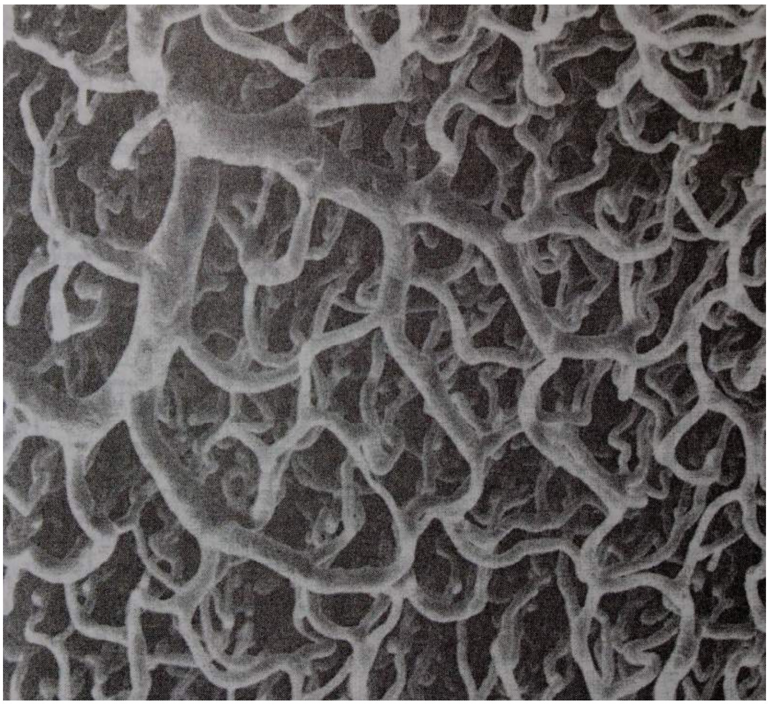


Рис. 68. Препарат кровеносных сосудов желудка мыши (Morris, 1986)

Б. Мандельброт (Mandelbrot, 1983, p. 165) предложил планарную компьютерную модель бронхиального дерева (рис. 69), неоднократно воспроизведенную другими авторами, в частности, в недавней замечательной обзорной статье о генетическом контроле морфогенеза легких млекопитающих и трахейной системы дрозофилы (Metzger, Krasnow, 1999).

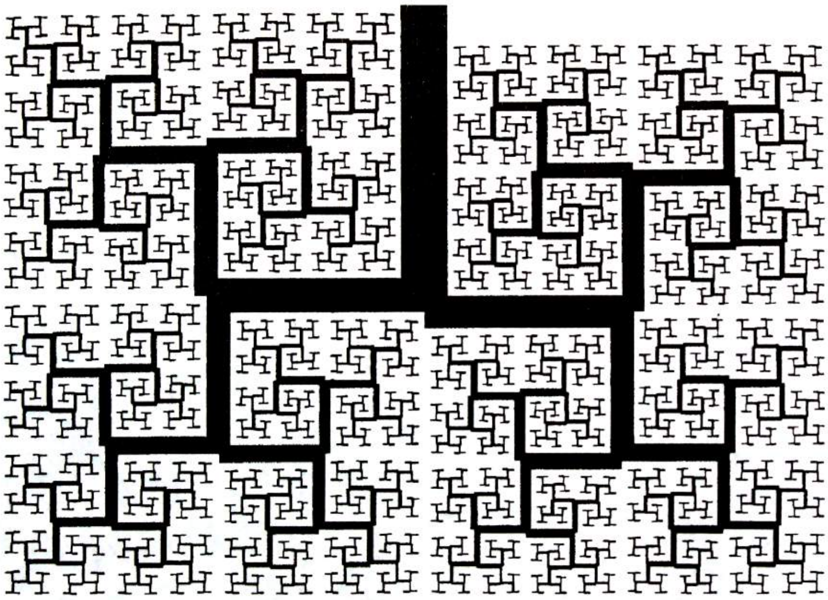


Рис. 69. Модель бронхиального дерева млекопитающих (Mandelbrot, 1983)

Оказалось, что один и тот же сигнальный путь взаимодействия фактора роста фибробластов с рецептором этого фактора повторно используется при детерминации каждого последовательного шага ветвления трахеол дрозофилы и легких млекопитающих (Metzger, Krasnow, 1999). Таким образом, найден единый биологический алгоритм фрактального морфогенеза дыхательной системы насекомых и позвоночных!

Все биологические фрактальные структуры просты для генетического кодирования, поскольку один и тот же основной биологический механизм ветвления может быть многократно повторен. Реитерация функционирования контролирующих фрактальный морфогенез генов обеспечивает тем самым сжатость генетической информации.

Картина раннего ветвления трахеол дрозофилы и бронхиального дерева млекопитающих стереотипна, однако у терминальных ветвей нет жестко определяемого паттерна - он зависит от снабжения кислородом (Metzger, Krasnow, 1999). Последнее обстоятельство, совсем не акцентируемое авторами цитированной статьи, подчеркивающими именно генетическое программирование фрактального морфогенеза в организме, кажется крайне важным. Возникает принципиальный вопрос о возможность и более того - неизбежности проявлений структурного хаоса в организме. Казалось бы, у таких высокоорганизованных животных, как дрозофила и млекопитающие, не может быть хаоса в морфологии организма, жестко программируемой геномом. В среде биологов доминирует догмат генетического контроля морфологической организации. Объясняя вариабельность морфологии, биологи обычно рассматривают лишь генетические факторы и действие среды.

Однако уже выявлены элементы хаоса в функционировании нейронов и их сетей, хаотическая фрактальная динамика на электроэнцефалограммах и электрокардиограммах человека. Еще более поразительно, что хаос в функционировании организма оказался нормой и признаком здоровья, а упорядоченный режим - свидетельством патологии (West, Goldberger, 1987; Голдбергер и др., 1990). Сокращения сердца здорового человека лишены строгой периодичности, их траектории в фазовом пространстве образуют хаотический, или странный аттрактор. Ретроспективное исследование кардиограмм пациентов с заболеваниями сердца выявило в одном случае за 8 суток до внезапной остановки сердца аттрактор в виде предельного цикла; у другого тяжелого больного с нитевидным пульсом за 13 часов до остановки сердца был обнаружен точечный аттрактор сердечного ритма (Голдбергер и др., 1990). Определенная хаотичность, беспорядочность работы сердца наблюдается у здоровых молодых людей с большим потенциалом адаптивных реакций на непредсказуемые изменения среды. При старении и заболеваниях сердца ритм его сокращений приобретает более регулярную периодичность, запас гибкости и адаптивности реакций падает. Итак, хаос в функционировании организма в определенной мере - признак здоровья, тогда как жесткая периодичность указывает на его нарушения. Разумеется, патологична и другая крайность – высокая степень хаотизации сокращений вплоть до фибрилляции и прекращения нормальной согласованной работы сердечной мышцы, когда необходима внешняя синхронизация сокращений кардиостимулятором или даже сильным электрическим разрядом.

Подобно тому, как осциллограммы регистрируют хаотическую динамику функциональной активности, морфологические квазифрактальные структуры организма представляют собой запись, фиксацию хаотической динамики процессов морфогенеза в ходе индивидуального развития организма, структурную визуализацию морфогенеза.

Даже относительно простые фракталы живой природы отличаются от идеальных компьютерных фракталов неполнотой и неточностью повторений структуры - это квазифракталы, нерегулярные, хаотические фракталы, или иначе – мультифракталы. Для биологических структур всех уровней организации характерна неоднородность, нерегулярность и наличие элементов хаоса. Биологические фракталоподобные структуры представляют собой результат и структурную запись хаотических процессов их морфогенеза. В отличие от математических фракталов, квазифрактальность структур и процессов живого не может сохраняться при бесконечном изменении масштаба; ветвление биологических структур прекращается после прохождения ограниченного числа бифуркаций.

Для описания квазифрактальных структур невозможно применение какого-либо универсального строгого алгоритма, подобного используемым для построения математически регулярных фракталов. Автор «Математической биологии» Дж. Мерри (Murrey, 1995) полагает, что биологические разветвленные структуры, например, ветвящиеся нейриты нервных клеток, заполняют пространство, не являясь фракталами. Разумеется, самоподобие природных фракталов – идеализация, упрощение действительности, но оно на порядок увеличивает глубину нашего математического описания природы (Пайтген, Рихтер. 1993). Мы не должны поступать как Эвклид, который когда-то отбросил природные структуры как аморфные.

Фракталы и хаос в ветвления каналов гастроваскулярной системы медузы Aurelia aurita

Для исследования неизбежной и неустранимой вариабельности квазифрактальных структур необходимо сравнение их паттернов в симметричных (квазисимметричных) частях одного организма, т.е. клона клеток с исходно идентичным геномом. Для такого рода исследований бронхиальное древо легких и другие квазифрактальные структуры организма млекопитающих не вполне пригодны ввиду генетически программируемых морфологических различий правой и левой сторон организма. Реальная возможность оценки степени хаотичности некоторых систем возможна при сравнении их частей в пределах одного организма: у радиально симметричных организмов – в разных антимерах, у билатерально симметричных – на правой и левой половинах тела, у метамерных – в разных метамерах. Главное условие подобных сравнений – морфологическая и функциональная тождественность сравниваемых частей. В качестве моделей нами были выбраны и рассмотрены медуза Aurelia aurita и личинки поденок Siphlonurus immanis и Parameletus chelifer (Исаева и др., 2001). Обе эти системы представлены ветвящимися эпителиальными каналами, располагающимися практически в одной плоскости – зонтика медузы или жаберного листка личинки насекомого, и тем самым очень удобны для анализа.

Гастро-васкулярная система сцифомедузы выполняет функции транспорта питательных и экскретируемых веществ, а также половых продуктов. У сцифомедузы Aurelia aurita принято различать три типа радиальных гастроваскулярных каналов: 8 неветвящихся адрадиальных, 4 ветвящихся перрадиальных (располагаются в той же плоскости, что и ротовые лопасти, и впадают в ротовую полость) и 4 ветвящихся интеррадиальных (впадают в гастроциркулярные каналы, окаймляющие боковые поверхности желудочных карманов). Жидкость с пищевыми частицами из

желудочных (точнее, гастрогенитальных) карманов поступает в адрадиальные каналы, а затем в кольцевой канал. Из кольцевого канала жидкость собирается в перрадиальные и интеррадиальные каналы, из которых она в конечном итоге попадает в ротовую полость (Southward, 1955). В гастроваскулярных каналах происходит внутриклеточное пищеварение.

Все четыре сектора (антимера) медузы, обладающей радиальной 4-лучевой симметрией, функционально и морфологически эквивалентны. Наиболее пригодны для анализа так называемые перрадиальные каналы, каждый из которых имеет один общий ствол, расположенный между желудочными карманами.

С целью контрастирования каналов гастро-васкулярной системы в нее вводили какой-либо краситель (например, эозин); затем медузу высушивали на фильтровальной бумаге, в результате чего система каналов становилась плоским изображением, которое можно сканировать и затем обрабатывать на компьютере (рис. 70).

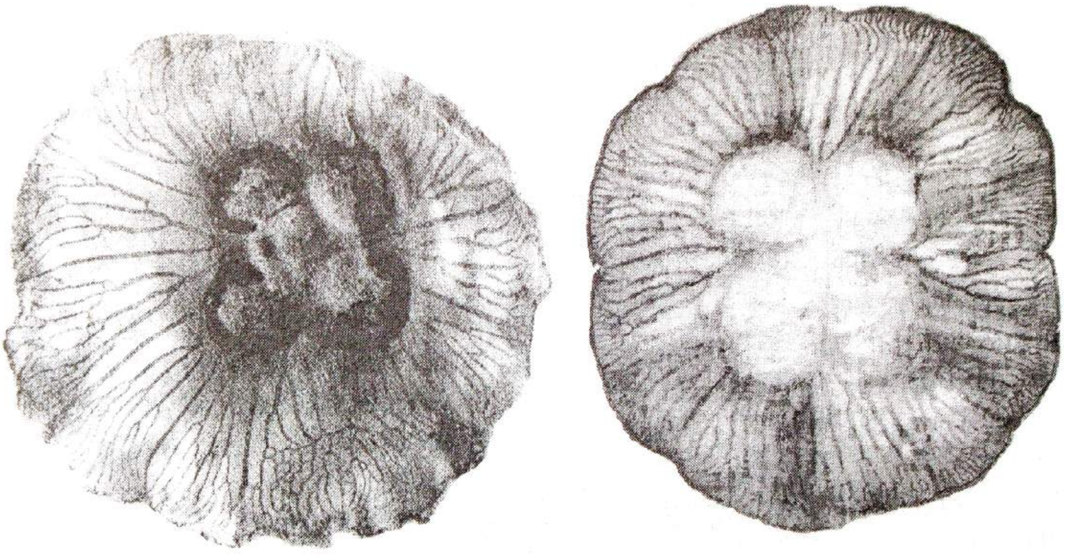


Рис.70 . Две особи медузы Aurelia aurita с окрашенной гастроваскулярной системой

Биологические фрактальные паттерны поддаются точной количественной оценке путем представления ветвящихся структур в виде стандартных детерминистических фрактальных деревьев; нормализованные таким образом перрадиальные каналы одной особи Аурелии изображены на рис. 71. Проведена количественная таксономия ветвей с последующим построением соответствующих матриц, что дало нам возможность оценки упорядоченности либо хаотичности паттерна.

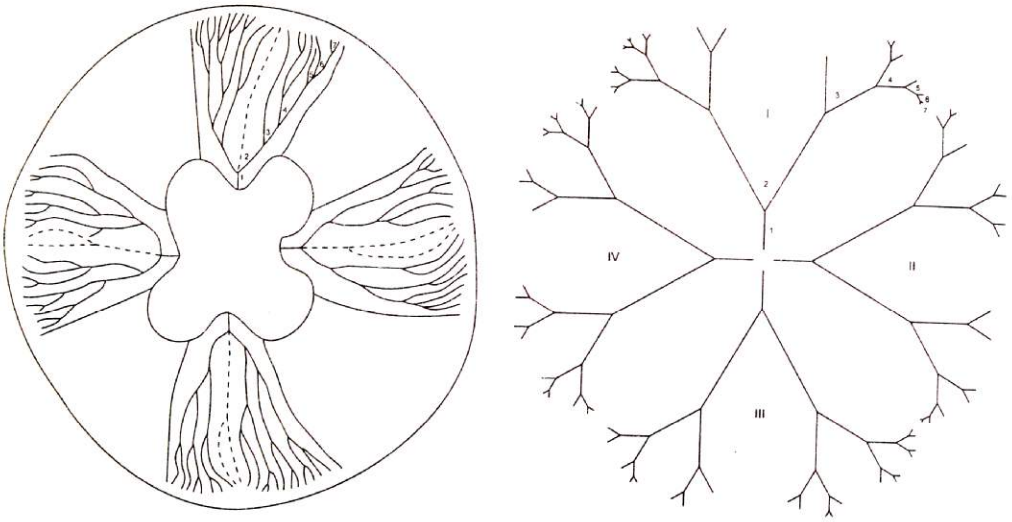


Рис. 71. Картина ветвления перрадиальных каналов одной из особей медузы Aurelia aurita (а), представленная в виде стандартных дихотомически ветвящихся фрактальных деревьев (б)

У всех исследованных особей найдены значительные вариации характера ветвления этих каналов в пределах организма; ни разу не обнаружено полностью идентичных картин квазифрактального ветвления каналов. На представленной матрице (Табл. 1) дано суммарное число ветвей второго – восьмого рангов (N 2 - N 8) раздельно для левой (л) и правой (п) половин каждого из четырех перрадиальных каналов (I – IV) трех особей A. aurita, обозначенных буквами А, Б и В (ветвление перрадиальных каналов особи А изображено на рис. 71).

Очевидно, что первые два дихотомические ветвления протекают совершенно стереотипно, третий шаг ветвления, как правило, тоже стереотипен, однако иногда дает «сбои»; после четвертой бифуркации упорядоченность, т.е. регулярность и повторяемость ветвления утрачивается, и паттерн ветвления становится хаотичным. Итак, граница между порядком и хаосом в структурной организации каналов как в пределах одного организма (клона клеток с исходно идентичным геномом), так и у различных особей медузы пролегает на уровне ветвей ранга N 4 – N 5.

Таблица 1

	А				Б				В				
	I л п	II л п	III л п	IV л п	I л п	II л п	III л п	IV л п	I л п	II л п	III л п	IV л п	
N 1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
N 2	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	ПОРЯДОК
N 3	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	
N 4	4 2	4 4	4 4	4 4	4 4	4 4	4 4	4 4	4 4	4 4	4 4	4 0	------------
N 5	4 4	6 4	8 6	8 6	6 6	6 6	8 8	6 6	8 6	6 8	8 6	0 0	
N 6	8 4	2 2	8 2	4 6	8 6	4 4	4 4	8 8	10 4	6 2	2 4	0 0	ХАОС
N 7	4 2	0 2	0 0	0 0	6 2	6 0	6 0	2 4	4 2	2 0	0 2	0 0	
N 8	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	2 0	0 2	0 2	0 0	0 0	0 0	0 0	

Такой же сценарий перехода от порядка к хаосу наблюдался у всех исследованных нами особей Aurelia aurita. Заметим, что при использовании примененного подхода мы игнорируем дополнительные, индивидуальные для каждого канала, различия характера ветвления, зависящие от кривизны ветвей, их линейных и угловых размеров, а также таких топологических характеристик как анастомозы ветвей – в реальности хаотизация паттерна ветвления проявляется раньше и в большей мере.

С учетом же внутренних анастомозов ветвей каждого из перрадиальных каналов (рис. 72) паттерн ветвления оказывается еще более хаотичным, чем это следует из таблицы.

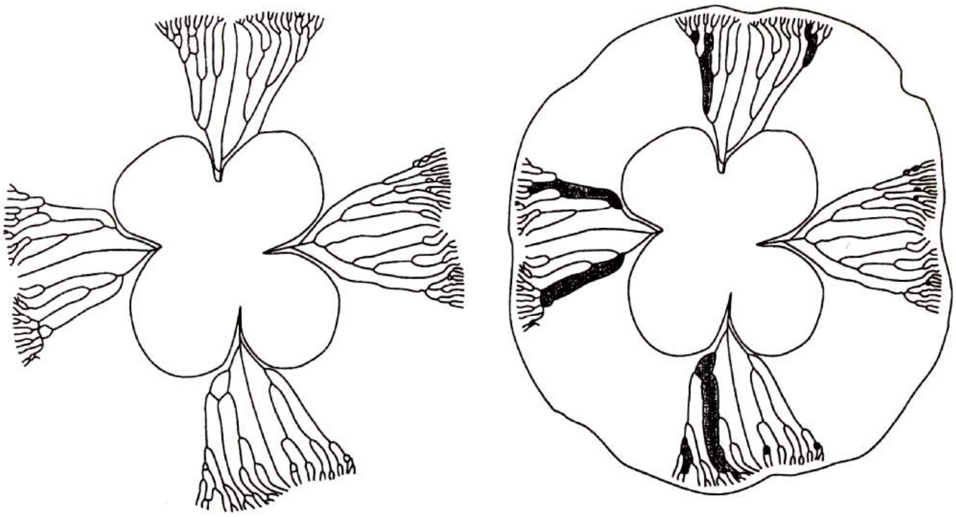


Рис. 72. Анастомозы ветвей перрадиальных каналов одной из особей Aurelia aurita: зарисовка натурной картины (а); выделение замкнутых контуров в системе каждого канала (б)

Вероятно, в ходе морфогенеза ветвящихся каналов медузы проявляется универсальный сценарий перехода от порядка к хаосу с нарастанием неупорядоченности по мере прохождения последовательных шагов ветвления как каскада бифуркаций.

По мере роста медузы и появления различий характера ветвления каналов происходит и нарушение радиальной симметрии медуз. Вследствие нарастания морфологической нерегулярности и вариабельности квазифрактальной структуры радиальных каналов элементы диссимметрии в организации гастро-васкулярной системы усиливаются в ходе онтогенеза Аурелии.

Таким образом, ами выявлены элементы хаоса в морфологической организации ветвящихся каналов гастро-васкулярной системы сцифомедузы Aurelia aurita: стереотипными оказались лишь первые два – три шага ветвления, тогда как в ходе дальнейшего квазифрактального морфогенеза каналов реализуется сценарий перехода от порядка к хаосу с нарастанием неупорядоченности по мере прохождения последовательных шагов дихотомического ветвления (бифуркаций). По-видимому, у Аурелии под строгим генетическим контролем находятся начальные, самые общие черты фрактальной структуры гастро-васкулярной системы на ранних этапах ее морфогенеза: 4-лучевая симметрия, образование 8 неветвящихся каналов и 8 ветвящихся, а также первые два ветвления каналов. Дальнейший же квазифрактальный морфогенез каналов детерминируется менее жестким образом, оказываясь лабильным, хаотизированным.

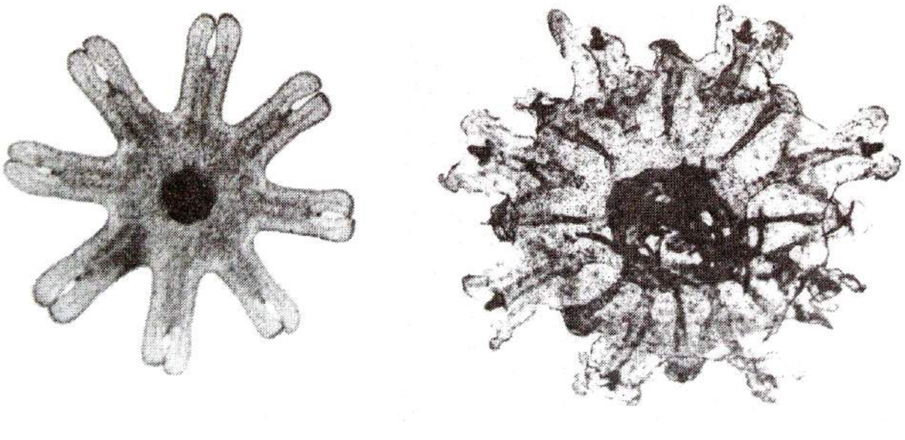
Таким образом, важнейшей особенностью процесса ветвления каналов гастроваскулярной системы является его пластичность и динамичность в процессе всего онтогенеза. Неупорядоченность и вариабельность ветвления каналов приводит к хаотизации паттернов, причем весьма отчетливо выявляется граница между упорядоченностью и хаосом в структурной организации ветвящихся каналов.

Формирование хаотических паттернов в онтогенеземедузы Aurelia

Нарастающая хаотизация ветвления каналов гастроваскулярной системы медузы – частное проявление универсального сценария перехода от порядка к хаосу с появлением случайных малых флуктуаций, умножающихся и усиливающихся в ходе морфогенеза. Неоднократно была отмечена вариабельность морфологической организации *A. aurita* с нарушениями тетрарадиальной симметрии: отклонением от нормы числа ропалиев, изменением числа перрадиальных и интеррадиальных каналов, а также вариабельностью числа гонад и карманов желудка (Browne, 1901; Thiel, 1959; Погодин и др., 1997; Gershwin, 1999). Хотя доля таких аномалий может достигать 10 %-15 % (Browne, 1901; Gershwin, 1999) и даже 22, 8 % (Thiel, 1959), большинство медуз обладают достаточно совершенной тетрарадиальной симметрией. Однако более детальное рассмотрение патерна каналов гастроваскулярной системы медуз, не имеющих перечисленных выше крупных нарушений симметрии, тем не менее выявляет постоянно присутствующую, неизбежную вариабельность морфологической организации перрадиальных каналов как в пределах одного организма (т.е. нарушение радиальной симметрии), так и у разных особей *A. aurita* (Исаева и др., 2001).

Неизбежность хаотизации ветвления радиальных каналов представляет и общий интерес для исследования квазифрактальных хаотичных паттернов у многоклеточных животных (Исаева и др., 2001; Чернышев и др., 2001), и более частный – в плане изучения механизмов возникновения таких паттернов в онтогенезе *A. aurita*. Несмотря на обилие литературы по развитию Аурелии, этот аспект ее онтогенеза впервые исследован нами (Чернышев, Исаева, 2002).

. Кольцевой канал возникает за счет соединения боковых отростков наружных частей всех радиальных каналов (Mayer, 1910; Kramp, 1942; Southward, 1955). В процессе развития другого вида, *A. limbata*, начальные этапы формирования гастроваскулярной системы протекают подобным же образом, тогда как дальнейшее усложнение системы каналов связано с образованием множественных анастомозов ветвей (Kramp, 1942; Uchida, Nagao, 1963).На стадии эфиры медузы имеют примитивную пищеварительную систему с простыми радиальными каналами. (рис. 73, а). В процессе метаморфоза эфиры *A. aurita* происходит дифференцировка радиальных каналов на 8 простых и 8 ветвящихся и формируется кольцевой канал; каждый из ветвящихся каналов при этом приобретает характерную форму трезубой вилки (Mayer, 1910; Kramp, 1942;Southward, 1955; Thiel, 1959), визуализируемую на фотографии (рис. 73, б). Подобным же образом и у самых мелких медуз (диаметром около 6 мм) перрадиальные и интеррадиальные каналы однотипно организованы и имеют характерную конфигурацию вилки-трезубца с одной центральной и двумя боковыми ветвями (рис. 74, а).



а б

Рис. 73. Эфира (а) и метаэфира (б) медузы Aurelia aurita

Первичные боковые ветви (ветви первого порядка) мы обозначим как инициальные. Небольшие различия между каналами обусловлены характером первого ветвления: оно либо трихотомическое, либо поочередное.Ветви второго порядка (второе ветвление) формируются главным образом за счет отрастания от кольцевого канала коротких и первоначально слепо заканчивающихся веточек (рис. 74, а), которые впоследствие соединяются с инициальными ветвями перрадиальных и интеррадиальных каналов.

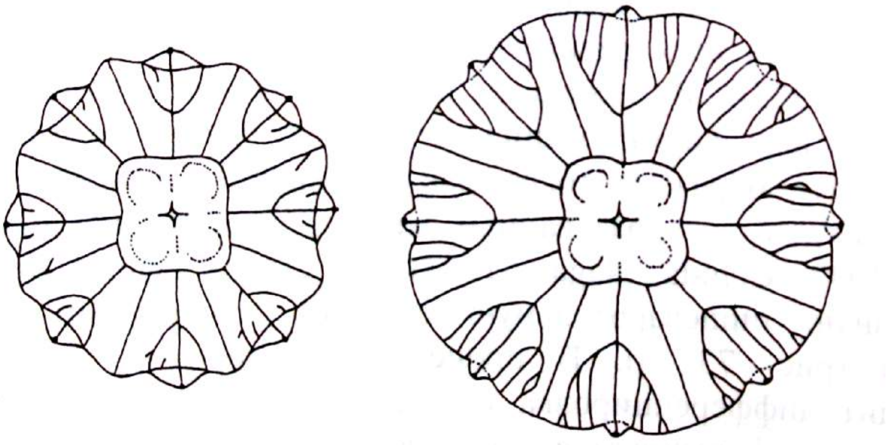


Рис. 74. Паттерн каналов гастроваскулярной системы ранних медуз (а – диаметром 6 мм; б – 8 мм) Aurelia aurita (Чернышев, Исаева, 2002)

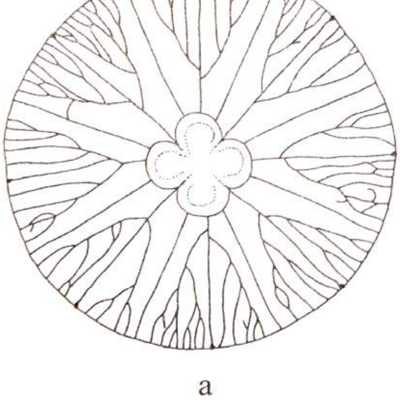
У изученной особи (рис. 74, а) формирование этих веточек происходит неравномерно: в трех каналах имеется по паре веточек, а в остальных – только по одной. От двух инициальных ветвей отходит по одной короткой внешней веточке, которая впоследствии должна соединиться с кольцевым каналом, формируя третье ветвление. От двух адрадиальных каналов в сторону интеррадиальных отходит по одной веточке. Поскольку в норме ветвящиеся и неветвящиеся каналы не соединяются, то можно предположить, что в данном случае мы также наблюдаем начальные этапы третьего ветвления и основание этих двух веточек в дальнейшем

сместится к кольцевому каналу с возникновением паттерна ветвления, характерного для молодых медуз большего размера (рис. 74, б). Не исключено и появление аномалий гастроваскулярной системы: образование анастомозов неветвящихся адрадиальных каналов с ветвящимися, изредка и ветвление адрадиальных каналов, что иногда наблюдается на более поздних этапах онтогенеза.

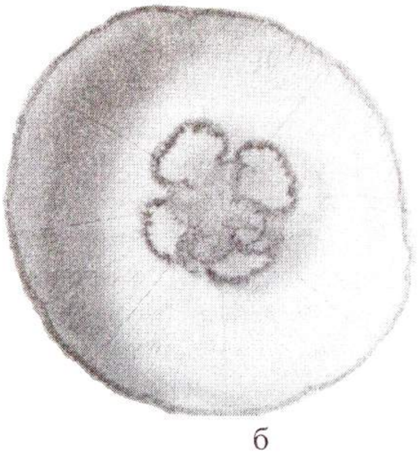
У медузы диаметром 8 мм (рис. 74, б) все боковые ветви перрадиальных и интеррадиальных каналов имеют два однотипных ветвления (ветви второго и третьего порядка). Различия между каналами невелики и заключаются, прежде всего, в наличии либо отсутствии дополнительных терминальных ветвлений и анастомозов. Первое ветвление в 6 каналах выглядит как трихотомическое и лишь в двух – как поочередное. Инициальные ветви выделяются большим, чем у вторичных ветвей, диаметром (различия диаметра каналов на рисунках не показаны).

У медузы диаметром 15 мм (Чернышев, Исаева, 2002) проявляется более выраженная неупорядоченность, главным образом в расположении терминальных веточек и анастомозов. Появляются единичные аномалии: одна из боковых веточек своим основанием присоединяется к адрадиальному каналу, хотя небольшой слепой отросток направлен и к интеррадиальному каналу. Трихотомия первого ветвления выражена только у трех каналов. Инициальные ветви еще хорошо отличаются от других ветвей чуть большим диаметром.

Молодые медузы *A. aurita* диаметром от 20 мм и более внешне становятся уже похожими на взрослых особей (Kramp, 1942; Southward, 1955). У медузы диаметром 20 мм (рис. 75, а) ветвление каналов приобретает сложность, сопоставимую с таковым у половозрелых медуз диаметром от 10 см и более. Инициальные ветви уже практически не отличаются от остальных. Два перрадиальных канала соединяются с адрадиальными, анастомозы отсутствуют только в двух каналах, характерно наличие зачаточных слепых веточек, что свидетельствует об интенсивном процессе формирования новых ветвей и анастомозов. Только в одном канале первое ветвление имеет вид трихотомии.



а



б

Рис. 75. Ветвление радиальных каналов медузы Aurelia aurita диаметром 20 мм (а: Чернышев, Исаева, 2002) и морфология молодой медузы (б)

У половозрелых медуз диаметром от 10 до 24 см проявления неупорядоченности ветвлений и анастомозирования весьма разнообразны. Отличительной особенностью их организации является, прежде всего, исчезновение общего ствола в интеррадиальных каналах, в результате чего центральный канал и боковые ветви впадают обособленно в гастроциркулярный канал. Это связано с увеличением размеров желудочных карманов и поглощением базальной части впадающих в них каналов. При мощном развитии желудочных карманов возможно нарушение строения и перрадиальных каналов, когда боковые ветви "отрываются" от общего стволового канала и присоединяются к гастроциркулярным каналам.

Полученные нами данные наглядно показывают раннее формирование хаотических (нерегулярных, вариабельных) паттернов ветвления радиальных каналов. Одна из причин этого видится нам в асинхронном формировании веточек в разных каналах. Такая гетерохрония в сочетании с непрерывным и относительно быстрым увеличением диаметра зонтика, по-видимому, приводит к возникновению небольших поначалу различий в расположении ветвей второго и третьего порядка на ранних этапах развития медуз. Незначительное проявление неупорядоченности в развивающейся гастроваскулярной системе в дальнейшем должно усиливаться все той же асинхронностью (онтогенетической гетерохронией) и, кроме того, топографической вариабельностью (онтогенетической гетеротопией) закладки новых ветвей. По данным Крэмпа (Kramp, 1942), закладка новых ветвей происходит на кольцевом канале, а затем они соединяются с радиальными каналами. Именно поэтому, по мнению Крэмпа, не вполне корректно утверждение о ветвлении радиальных каналов. На рисунках, приведенных Крэмпом, заметна асинхронность образования новых ветвей, но нет свидетельств ранней топографической вариабельности. Нами выявлен второй, центробежный тип образования ветвей, при котором они отходят от радиальных каналов, образуя их ветви, растущие по направлению к кольцевому или другим радиальным каналам гастроваскулярной системы. Таким образом, у Aurelia aurita обнаружено настоящее ветвление каналов гастроваскулярной системы в дополнение к более типичному для этой медузы отрастанию ветвей от кольцевого канала.

Нарастание числа ветвлений наиболее интенсивно протекает у медуз с радиусом зонтика менее 20 мм, хотя, судя по нашим и литературным (Kramp, 1942) данным, появление новых веточек происходит в течение всего роста медузы. Более того, Какинума с соавторами (Kakinuma et al., 1993) указывают, что число ветвлений в значительно меньшей степени подвержено влиянию внешних факторов, чем диаметр зонтика, и может служить показателем хронологического возраста *A. aurita.*

Формирование анастомозов у Aurelia aurita представляет особый феномен. По наблюдениям Крэмпа, анастомозы образуются путем слияния двух растущих ветвей, одна из которых берет начало от уже сформированной ветви. Другие способы анастомозирования им не обсуждаются, поскольку все новые каналы, по его данным, растут центростремительно. Хотя мы и не наблюдали динамику процесса анастомозирования, все же можно предположить более разнообразные способы слияния ветвей, растущих как центростремительно, так и центробежно. В отличие от A. limbata и ряда других видов сцифомедуз с обязательным образованием множественных анастомозов ветвящихся каналов, анастомозирование ветвей гастроваскулярных каналов A. aurita представляет нерегулярное явление. Как пишет

Крэмп, у A. aurita из прибрежных вод Европы анастомозы редки или вообще отсутствуют, в то время как у особей из прибрежных вод Северной Америки и Гренландии анастомозы всегда многочисленны. У половозрелых A. aurita из залива Петра Великого анастомозы всегда присутствуют, но их количество значительно варьирует – от нескольких у одной медузы до двух-трех десятков в одном октанте.

Относительно быстрое формирование сложной ветвистой системы обусловлено физиологическими особенностями перрадиальных и интеррадиальных каналов, функционирующих подобно воронке: чем больше веточек этих каналов связано с кольцевым каналом, тем больше пищевых частиц может быть собрано и усвоено системой ветвящихся каналов. Упорядоченное расположение ветвей в таком случае не имеет адаптивного значения: каждый сектор зонтика ограничен от смежных областей адрадиальными каналами и заполняется ветвями канала гастроваскулярной системы с максимально возможной для каждого конкретного вида плотностью.

Сравнительно-анатомический анализ показывает, что эволюция сцифоидных медуз направлена в сторону увеличения плотности заполнения пространства каналами гастроваскулярной системы за счет появления разнообразных способов образования новых ветвей и анастомозов. В гастроваскулярной системе *A. limbata* на ранних этапах развития было отмечено появление неупорядоченности (Kramp, 1942; Uchida, Nagao, 1963); в этом случае хаотизация ветвления каналов сочетается с множественным анастомозированием как эволюционным усложнением морфофункциональной организации ветвящихся каналов.

Важнейшей особенностью процесса образования ветвей каналов гастроваскулярной системы является его пластичность и динамичность в процессе всего онтогенеза. Большое разнообразие аномалий системы гастроваскулярных каналов не должно удивлять, если учесть, что по литературным данным *A. aurita* нередко имеют явные нарушения тетрарадиальной симметрии в виде большего (или меньшего), чем в норме, числа карманов желудка, ропалиев, числа радиальных каналов и гонад (Thiel, 1959; Gershwin, 1999). Отсутствие четкой детерминированности ветвлений позволяет сформировать нормально функционирующую гастроваскулярную систему при любом типе нарушений симметрии.

Необходимо отметить, что, согласно новейшим молекулярно-генетическим данным, род *Aurelia* представлен комплексом видов, причем *A. aurita* включает несколько скрытых видов-сиблингов (Dawson, Jacobs, 2001; Dawson, Martin, 2001). Один из видов комплекса *Aurelia, A. labiata*, судя по рисункам (Mayer, 1910), обладает значительно большей плотностью ветвлений, чем *A. aurita s.l.* из Японского моря. Не исключено, что исследование паттернов ветвления разных видов комплекса *A. aurita* также выявит видоспецифичные особенности. По крайней мере, описанные Крэмпом (Kramp, 1942) различия в строении гастроваскулярных каналов у "географических форм" хорошо согласуются с данными о видовой самостоятельности этих форм. Мы не исключаем, что наличие центробежно растущих ветвей у япономорских Aurelia "aurita" окажется в дальнейшем важным морфологическим критерием. Тем не менее можно предполагать сходный сценарий формирования квазифрактальной хаотической организации гастроваскулярных каналов у всех *A. aurita s.l.*

Как показано на клонах, полученных в результате стробиляции отдельных полипов, частота аномалий симметрии *A. aurita* определяется в значительной мере

генетически, однако в клоне – потомке аберрантной медузы – исходно высокий (88,9 %) уровень нарушений симметрии по мере роста и развития медуз снизился до 29 %, т.е. в ходе онтогенеза произошла саморегуляция (Gershwin, 1999).

По-видимому, у *A. aurita* относительно жесткая генетическая детерминация паттерна гастроваскулярной системы осуществляется лишь на самых ранних этапах ее морфогенеза, когда программируется образование радиальных каналов - восьми неветвящихся, восьми ветвящихся каналов, их первое ветвление и развитие кольцевого канала. В ходе дальнейшего морфогенеза неупорядоченность и вариабельность ветвления каналов приводит к хаотизации паттернов, причем в структурной организации ветвящихся каналов весьма отчетливо выявляется граница между упорядоченностью и хаосом (Исаева и др., 2001). Нарастающая хаотизация ветвления каналов гастроваскулярной системы медузы – частное проявление универсального сценария перехода от порядка к хаосу с появлением случайных малых флуктуаций, умножающихся и усиливающихся в ходе фрактального морфогенеза.

Таким образом, лишь первое ветвление перрадиальных и интеррадиальных каналов гастроваскулярной системы *Aurelia aurita* (L.) (Scyphozoa: Ulmaridae) на стадии метаэфиры всегда единообразно. Дальнейшее образование ветвей оказывается вариабельным и неупорядоченным. Новые ветви чаще берут начало от кольцевого канала, но некоторые отрастают от радиальных каналов. Раннее формирование нерегулярных, хаотических паттернов ветвления радиальных каналов обусловлено асинхронностью и топографической вариабельностью закладки новых ветвей разных каналов. В ходе дальнейшего морфогенеза пространственно-временная вариабельность ветвления усиливается, что ведет и к нарастающей хаотизации морфологии ветвящихся каналов каждой особи. Отсутствие жесткой детерминированности ветвления каналов гастро-васкулярной системы, пластичность этой системы в ходе всего онтогенеза, по-видимому, обеспечивает возможность ее адаптивных реакций, например, при нарушениях тетрарадиальной симметрии или перестройках после повреждения.

Хаотические фракталы жаберной трахейной системы личинок поденок

Богатый материал для анализа изменчивости фрактальных структур в пределах одного организма можно получить, изучая так называемые трахейные жабры (тергалии) личинок поденок – как известно, живущих намного дольше эфемерных имаго. Трахейные жабры расположены на брюшке личинок в виде парных метамерных плоских листков с квазифрактальным рисунком трахей. Трахейная система жаберных листков связана с парными стволами трахейной системы абдомена.

Жаберная система личинок поденки Parameletus chelifer представлена семью парами листков (рис. 76). Даже при небольшом разрешении заметна вариабельность картины ветвления и расположения относительно крупных ветвей трахейной системы каждого листка, в том числе и каждой пары жаберных листков.

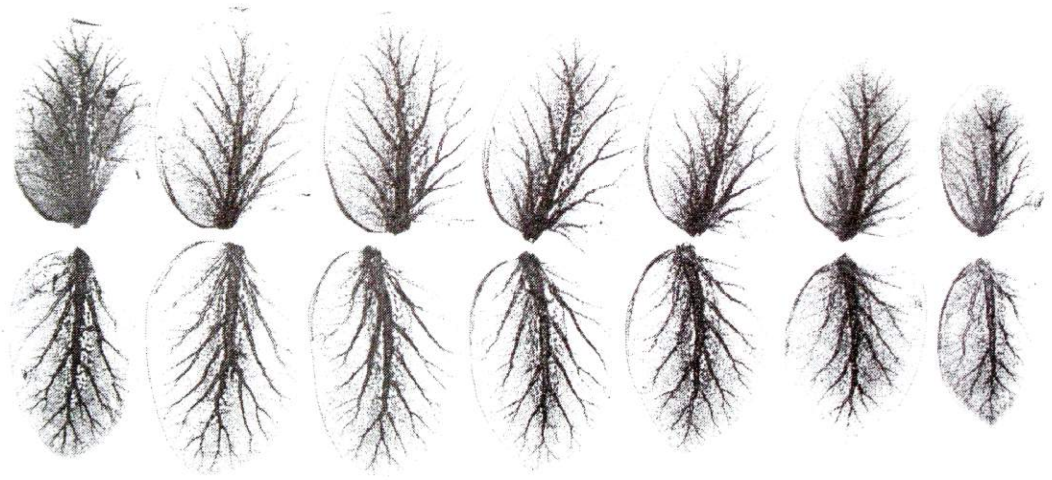


Рис. 76. Трахейные жабры одной из личинок поденки Parameletus chelifer

При большем разрешении, допускающем визуализацию более мелких ответвлений, становятся очевидными различия паттерна ветвления в каждой паре жаберных листков, нарушающие билатеральную симметрию организма. Трахейные жабры одной пары одной особи (представленной на рис. 76), показаны при большем увеличении и лучшем рарешении на рис. 77. Паттерн ветвления каждого жаберного листка различается даже по числу боковых ветвей первого порядка, отходящих от основного ствола; в ходе последующих шагов ветвления вариабельность нарастает как каскад бифуркаций. Этот сценарий перехода к хаосу в морфологической организации жаберных трахей наблюдается у всех исследованных личинок поденок этого вида: еще один пример дан на рис. 78.

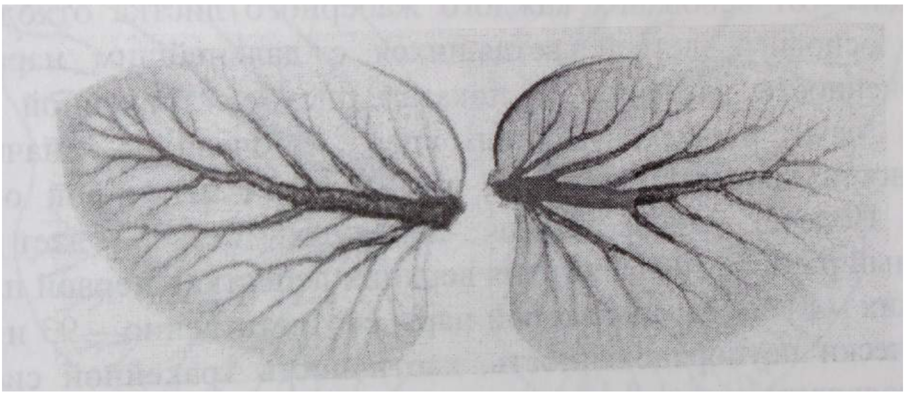


Рис. 77. . Трахейные жабры при большем увеличении

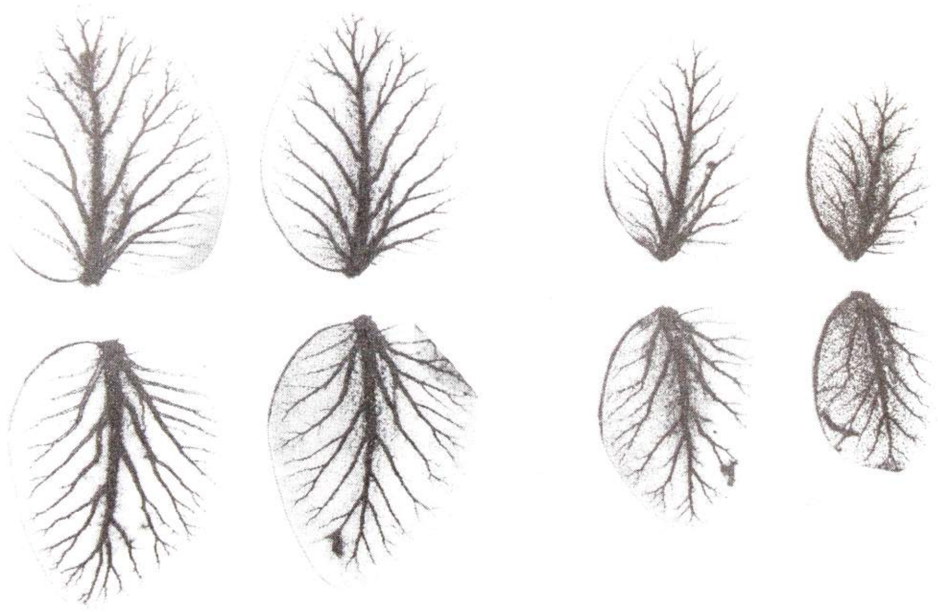


Рис. 78. Четыре жаберных листка (из 7) другой личинки Parameletus chelifer

Единообразным для жаберной трахейной системы личинок этого вида поденки оказывается лишь наличие основного ствола трахейной системы и самые общие черты паттерн его бокового ветвления.

У личинок другого вида поденки, Siphlonurus immanis, первые две жаберных пары представлены двойными листками, и паттерн их ветвления иной – от основания каждого жаберного листка отходят сразу несколько основных ветвей, ветвящихся далее с дальнейшим нарастанием неупорядоченности. На рис. 79 показан рисунок трахейной системы одной из двух первых, двойных пар – очевидна значительная вариабельность картины ветвления при наличии некоторой общности паттерна. Подсчет числа лишь конечных ветвей дает весьма значительный разброс значений: для верхних лепестков первой пары - 71 и 99, нижних - 81 и 111; для второй пары соответственно - 93 и 99, 78 и 91. Фактически неупорядоченность, хаотичность трахейной системы в жабрах проявляется сразу же после расхождения основных стволов, число которых более строго детерминировано.

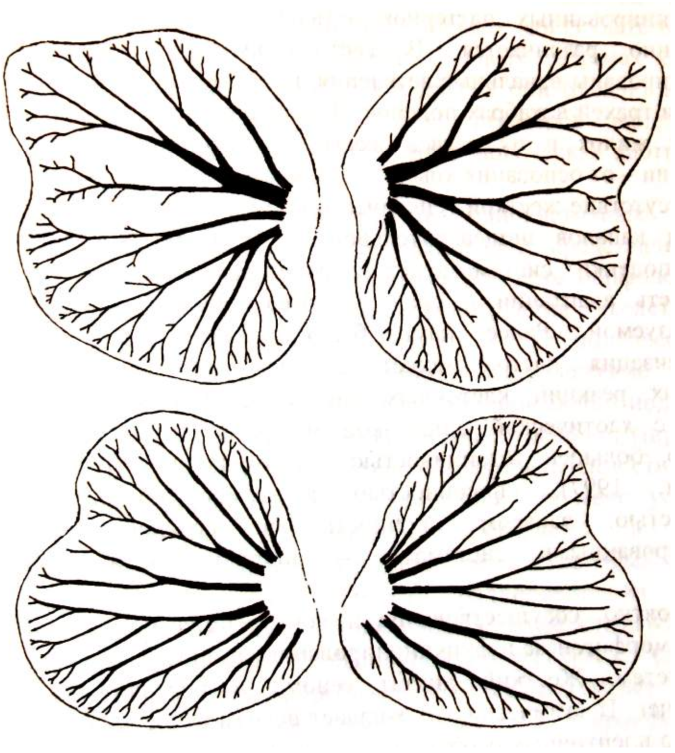


Рис. 79. Паттерн трахейной системы двойной жаберной пары личинки поденки Siphlonurus immanis

Сравнивая симметричные структуры организма, мы соприкасаемся с областью исследований флуктуирующей асимметрии – не детерминируемой ни генотипом, ни средой, принципиально неустранимой изменчивости (Астауров, 1974; Захаров, 1987). Заметим попутно, что исследования флуктуирующей асимметрии были ограничены работами на билатерально-симметричных животных; попытки изучения в этом аспекте животных с радиальной симметрией до сих не предпринимались. Рассмотрение же флуктуирующей изменчивости квазифрактальных структур организма дает наглядность картины и богатство количественных показателей такого рода изменчивости и асимметрии. Флуктуирующая изменчивость исследовалась многими видными биологами и была признана следствием несовершенства процессов онтогенеза, информационным шумом, проявлением случайной изменчивости, а флуктуирующая асимметрия – проявлением несовершенства симметрии, не имеющим адаптивного значения (Захаров, 1987).

Мы полагаем, что отсутствие жесткой детерминации конечных этапов ветвления каналов гастро-васкулярной системы медузы служит фактором, обеспечивающим возможность адаптации к среде – изменяющейся, хаотизированной, непредсказуемой. Не только у медузы, но и у высших представителей животного мира (Metzger, Krasnow, 1999) конечные этапы фрактального морфогенеза эпителиальных каналов получают определенную степень свободы, что может обеспечить пластичность адаптивных реакций на непредсказуемые изменения внешнего окружения, в частности, регенерацию после повреждений.

Сходная картина наблюдается и в ветвлении трахей в жабрах личинок стрекоз. Однако жилкование крыльев насекомых имеет намного более стабильный характер. Различия правых и левых крыльев тех же стрекоз затрагивают лишь некоторые мелкие

жилки, в то время как расположение большинства жилок подчинено общей билатеральной симметрии (Захаров, 1987). Если бы в жилковании крыльев наблюдалась та же хаотическая картина, что и в ветвлении жаберных трахей, то полет насекомых едва ли был возможным. В процессе эволюции в разных группах насекомых происходило уменьшение числа жилок, что приводило к уменьшению вероятности возникновения даже небольшой неупорядоченности в расположении жилок. Здесь мы сталкиваемся с эволюционным трендом, который по своей сути противоположен тому, что наблюдается у сцифоидных медуз и в жабрах личинок поденок. Общим является существование детерминированных и недетерминированных паттернов ветвления, однако их соотношение существенно различается. В гастроваскулярной системе детерминированы начальные ветвления, нечто подобное наблюдается и в ветвлении трахей в жабрах поденок. В крыльях же число и расположение основных жилок и их ветвей жестко детерминировано на всем их протяжении – от основания крыла до его края.

Отсутствие жесткой генетической детерминации конечных этапов ветвления каналов пищеварительной (у медузы) и дыхательной (у личинок поденки) систем может служить фактором, обеспечивающим возможность адаптации к среде – изменяющейся, хаотизированной, непредсказуемой. Не только у медузы, но и у высших представителей животного мира конечные этапы фрактального морфогенеза эпителиальных каналов получают определенную степень свободы, что может обеспечить пластичность адаптивных реакций на непредсказуемые изменения внешнего окружения. Ранее нами было показано, что фрактальная самоорганизация клеток может служить механизмом реализации адаптивных реакций клеточных систем (Державин, Исаева, 2000). Системы с хаотической динамикой морфогенеза обладают большей гибкостью, большей устойчивостью к возмущениям (Гапонов-Грехов, Рабинович, 1997), способностью к самоорганизации, большей пластичностью, запасом прочности по сравнению с жестко детерминированными системами – поэтому хаотический режим адаптивен.

Вероятно, сосуществование и конкуренция порядка и хаоса в процессах морфогенеза и функционирования организма – общее свойство живых систем. Жесткий диктат генома и нереализуем, и очень неэкономичен. Практически это означает невозможность получения двух совершенно идентичных особей, даже если они имеют одинаковый геном и формируются в одной и той же среде. Можно предсказать, что созданные путем клонирования организмы неизбежно будут различаться деталями морфологии квазифрактальных структур – организацией периферической кровеносной системы, нейронных связей и т.д.

Итак, хаос, дающий определенную степень свободы, автономности клеточных и тканевых систем и оставляющий возможность их самоорганизации – путь к адаптации. Таким образом, красота, избыточность, роскошь некоторой меры хаоса и непредсказуемости структуры и поведения квазифрактальных, частично хаотизированных систем живой природы может оказываться адаптивной, полезной. Организм в своем развитии и функционировании порождает и успешно использует и упорядоченность, и хаос.

Хаос и фракталы в эволюции Metazoa

Любой организм, орган или клеточный ансамбль обладают квазифрактальными свойствами, которые, однако, могут быть выражены в большей или меньшей степени. В

одних живых системах хаотичные паттерны наглядны и многообразны, а в других они отходят на второй план. Попытаемся рассмотреть несколько примеров эволюционных трендов, в которых имеют место явная морфологическая хаотичность и квазифрактальность.

Среди громадного многообразия одноклеточных эукариот остановимся на и радиоляриях. Скелет радиолярий представляет собой внутреклеточное образование, отличающееся большим морфологическим разнообразием. Как правило, общая конструкция скелета строго подчинена определенному типу симметрии – от полиаксонной до билатеральной – и имеет упорядоченное расположение основных элементов (устье, ребра, иглы, поры). Геккель, описавший подавляющее большинство видов радиолярий, был склонен абсолютизировать их симметрию и нередко отбрасывал элементы неупорядоченности.

Однако во многих группах радиолярий по мере усложнения скелета и увеличения его размеров появляется и нарастает неупорядоченность (хаотичность) в расположении некоторых элементов. В качестве примера можно привести радиолярий из семейства Acropyramididae (Nassellaria). Примитивные представители этого семейства (роды *Acropyramis, Cephalopyramis* и др.) имеют коническую раковину с 5-10 продольными ребрами и более или менее правильно расположенными поперечными перекладинами. У ширококонической раковины *Litharachnium* число продольных ребер около устья увеличивается с 10-18 до нескольких сотен, и правильное расположение поперечных перекладин в отдельных секторах нарушается, хотя общая конструкция скелета стремится к сохранению правильного решетчатого паттерна. Наконец, у рода *Cladarachnium* большинство поперечных перекладин располагается неупорядоченно (Петрушевская, 1981).

Аналогичные примеры можно привести и для других групп радиолярий, однако необходимо отметить, что появление хаотичных паттернов в расположении отдельных скелетных элементов не приводит к дезорганизации всей конструкции и нарушению симметрии основного скелета. Эволюция радиолярий имеет целый ряд ограничений, связанных с необходимостью соблюдения некоторого баланса между размерами и массой клетки. Массивные минеральные конструкции могут оказаться слишком тяжелыми и мешать свободному парению в толще воды. Тем не менее именно на фоне этой конструктивной «жесткости» развивается неупорядоченность периферического каркаса, особенно наглядная у форм с гигантским (для одноклеточных) скелетом.

Хаотичные квазифрактальные паттерны губок рассмотриваются далее в разделе о топологической организации Metazoa, поскольку усложнение организации в этой группе напрямую связано с увеличением рода поверхности. Следует лишь отметить, что эволюционные изменения квазифрактальной организации губок не имеют аналогичных примеров среди многоклеточных и представляют собой уникальный феномен. Самоподобие, которое наблюдается в строении сиконоидных и лейконоидных губок (когда отдельная жгутиковая камера представляет собой уменьшенную копию аскона или сикона), в свое время заставило Геккеля предполагать, что жгутиковые камеры – отдельные особи в составе высокоинтегрированной колонии. В последнее время все большую поддержку находит точка зрения, согласно которой к губкам не применимо понятие колониальности.

У книдарий заслуживают внимания квазифрактальные паттерны Scyphozoa. Эволюция гастроваскулярной системы сцифомедуз имеет явную тенденцию к усложнению, которое происходит на фоне общей четырехлучевой симметрии, сочетающейся с элементами 8- или 16-лучевой симметрии. У сцифоидных из отряда Coronata и семейства Pelagiidae гастроваскулярная система устроена просто и полностью подчинена радиальной симметрии. У *Cyanea* (Cyaneidae) широкие радиальные каналы образуют в краевых лопастях многочисленные разветвления, морфология которых индиидуальна каждом октанте, различаясь в разных октантах одной особи (рис. 80). Ветвление этих каналов проявляет неупорядоченность уже в базальных участках. У *Cyanea purpurea*, кроме того, имеются множественные анастомозы (рис. 80, б). У цианей нет кольцевого канала, поэтому формирование ветвящихся каналов имеет центробежное направление и его можно сравнить с квазифрактальными паттернами, возникающими при проникновения менее вязкой среды в более вязкую, именуемыми в физике «вязкими пальцами».

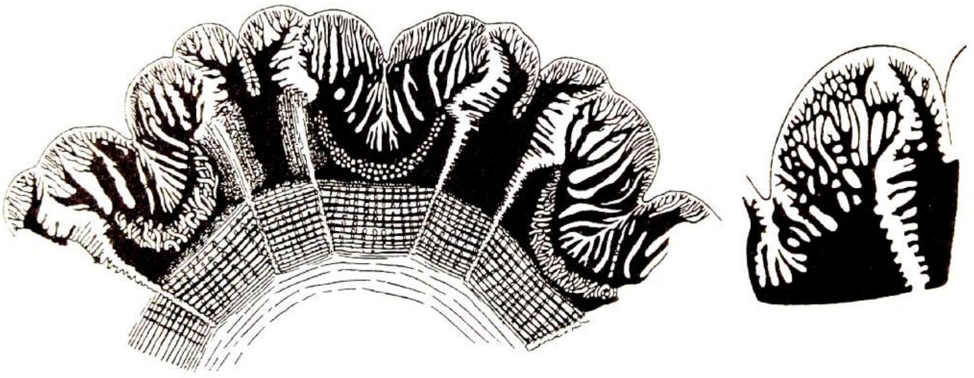


Рис. 80. Гастроваскулярная система медуз рода Cyanea:
а – участок края зонтика C. capillata
б – краевая лопасть C. purpurea (Наумов, 1961)

Радиальные каналы медуз семейства Ulmariidae эволюционировали от малоразветвленных до обильно ветвящихся и образующих анастомозы. Формирование такой системы в онтогенезе рассмотрена нами выше на примере *Aurelia aurita*. У *Aurelia limbata* благодаря раннему формированию множественных анастомозов (Uchida, Nagao, 1963) исходный паттерн радиальных каналов у половозрелых особей уже не прослеживается. Крайняя степень неупорядоченности гастроваскулярной системы вследствие увеличения числа анастомозов наблюдается у наиболее высоко специализированных медуз из отряда Rhizostomea (корнеротов). У представителей этого отряда «анастомозы» (по крайней мере на ранних стадиях развития) образуются не столько путем соединения каналов, сколько появлением так называемых «островков» (islands) внутри очень широких радиальных каналов. У *Mastigias papua* отчетливая неупорядоченность в расположении этих островков появляется у медуз диаметром 8 мм (Uchida, 1926). У корнеротых медуз наблюдается также и усложнение организации ротовых лопастей, которые, срастаясь, образуют многочисленные вторичные ротовые отверстия. Образования этой сложной «ротовой системы» имеет ярко выраженный квазифрактальный характер.

Хаотичное ветвление и анастомозирование радиальных каналов сцифомедуз приводит к некоторым нарушениям радиальной симметрии, как это было показано на примере *A. aurita*, что позволяет говорить о существовании явной флуктуирующей асимметрии не только у Bilateria, но и у радиально симметричных животных.

Появление и развитие хаотичных паттернов, нарушающих радиальную симметрию, прослеживается и в эволюции гидроидных полипов. Среди последних известно немало родов (*Clava, Carine* и другие), представители которых имеют полипы с беспорядочно расположенными щупальцами. Такой тип организации многие авторы рассматривали в качестве эволюционно примитивного (по словам Беклемишева (1964) «это не "уже отсутствие", а "еще отсутствие" симметрии»). Однако в настоящее время утвердилась точка зрения о том, что атекатные гидроидные представляют собой эволюционно продвинутую, а не примитивную группу. В таком контексте переход от правильного радиального к более или менее хаотичному расположению щупалец у гидроидных демонстрирует яркий пример того, какфлуктуирующая асимметрия фактически "разрушает" исходную радиальную симметрию. Так, у гидроида *Hataia parva* расположение щупалец совершенно беспорядочно и постоянно изменяется в процессе роста и бесполого размножения (рис. 81).

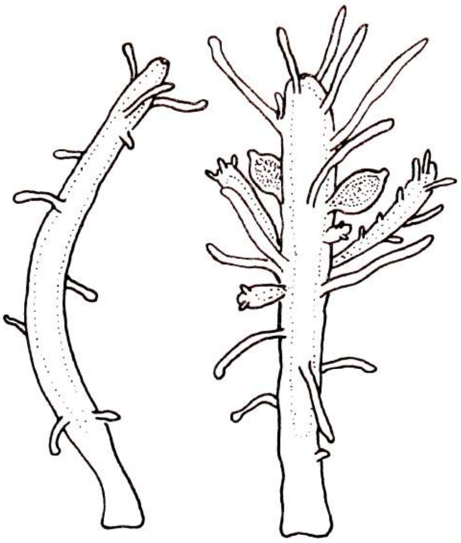


Рис. 81. Хаотическое расположение щупалец гидроида Hataia parva

Сходное хаотическое разнообразие в расположении щупалец описано у полипов *Moersia*, хотя их медузы имеют достаточно правильную радиальную симметрию (у *Hataia* медузоидной стадии нет). Особенность медуз Hydrozoa заключается в том, что у них, в противоположность сцифоидным медузам, хаотичные паттерны в большей степени присущи не медузоидным, а полипоидным стадиям.

Среди морфологического разнообразия билатерально симметричных животных следует обратить особое внимание на одну группу – ракообразных класса Cirripedia (усоногих): в пределах этой группы наблюдаются почти невероятные примеры хаотических перестроек организации. У надотряда

Ascothoracica (мешкогрудые раки) архаичные представители сохраняют общий для членистоногих план строения, но у большинства видов утрачиваются конечности, сегментация, мускулатура и т.д. Тело этих паразитов неоднократно ветвится, причем характер ветвления хотя и варьирует, но является видоспецифичным. Поскольку внутривидовая изменчивость изучена крайне слабо, можно лишь предполагать, что конечные стадии ветвления тела мешкогрудых не столь строго детерминированы, как начальные. Немногочисленные настоящие паразиты из надотряда Thoracica могут проникать в тело хозяина при помощи многократно ветвящейся ножки (Rhizolepas), которую можно сравнить с интерной корнеголовых раков (Rhizocephala), организация которых была иллюстрирована выше.

Формирование и эволюционное развитие отдельных квазифрактальных структур и систем среди Bilateria распространено исключительно широко. Эволюционные преобразования этих систем чаще направлены в сторону фрактального усложнения (увеличение фрактальной размерности, формирование новых самоподобных элементов и т.д.). Все многообразие эволюционных трендов квазифрактальных усложнений можно сгруппировать в несколько основных типов.

Наиболее очевидны морфологические усложнения, увеличивающие площадь непосредственного контакта с внешней средой. Обычно это производные эктодермы – кожные складки, сенсорные и захватывающие пищу органы (например, околоротовые щупальца), органы прикрепления у сидячих и паразитических организмов. Тем не менее указанные паттерны, как правило, не становятся столь сложными и протяженными, как системы, развитые внутри организма. Иная картина наблюдается у модульных организмов – колониальных животных, растений и грибов: у них «внешние» квазифрактальные паттерны получают более мощное развитие. Однако у многоклеточных животных, начиная с губок и книдарий, исключительное распространение имеют системы, поглощающие и распределяющие вещества внешней среды внутри организма. Площадь поверхности этих систем в процессе эволюции обычно увеличивается и нередко намного превышает площадь наружной поверхности тела (например, у лягушки площадь поверхности легких составляет около 2/3 поверхности тела, в то время как у млекопитающих и птиц она значительно превышает площадь поверхности тела). Обычно это достигается появлением перегородок и складок, формированием ячеистой или лакунарной структуры, многократным ветвлением и плотным расположением ветвей, максимально заполняющих ткани и органы. Высокоорганизованные Metazoa оказываются буквально пронизанными различными квазифрактальными системами – кровеносной, лимфатической, нервной, дыхательной, пищеварительной и т.п. Естественно, одновременное увеличение протяженности всех основных систем внутри организма невозможно из-за ограниченности объема. У турбеллярий, например, в процессе эволюции наиболее усложняются за счет ветвления кишечник и протонефридии, а у моллюсков – кровеносная система и пищеварительные железы. У многоножек и особенно насекомых трахейная система фактически вытесняет сложную систему ветвящихся кровеносных сосудов, свойственную большинству водных членистоногих.

Не стоит, однако, низводить все квазифрактальные усложнения живых систем до изменений, направленных на максимальное заполнение внешней или

внутренней среды. Квазифрактальные паттерны также могут возникать вследствие более сложного распределения векторных составляющих среды у поверхности организма, к которым, например, относятся

различные усложнения поверхностного ресничного аппарата у инфузорий и личинок Metazoa (от сплошного к дискретному, от простых ресничных шнуров к более сложным), скульптуры раковин двустворчатых моллюсков (формирование сложных зигзагообразных и W-образных паттернов, дифференцировка ребер на первичные и вторичные и т.д.) и кожных узоров на ладонях приматов;

формирование более сложных контактов между органами, частями или структурами в пределах одного организма – усложнение лопастной линии (линии между камерами раковины) у аммонитов, швов между костями черепа позвоночных и т.д.;

интеграция отдельных структур в системы более высокого порядка (фасеточные глаза, мышцы и т.п.);

формирование различного рода полостей в костях, раковинах и других биоминеральных образованиях, приводящих к уменьшению их веса.

Особую группу квазифрактальных преобразований составляют эволюционные трансформации окраски. Паттерны этих преобразований исключительно разнообразны и далеко не всегда могут быть объяснены мимикрией или иными адаптивными стратегиями. В последнее время большой интерес вызывает моделирование окраски животных (см. Murray, 2003), в частности рисунка раковин некоторых групп моллюсков с использованием методов фрактальной геометрии. Самое замечательное в этих подходах заключается не только в новых возможностях понять направления эволюционных преобразований окраски, но и предсказать существование еще не открытых паттернов.

Практически все основные элементарные процессы макроэволюции – усложнение, упрощение, объединение, исчезновение, субституция и т. д. – в полной мере присущи и квазифрактально устроенным системам. Рассмотрение эволюционных тенденций фрактализации позволяет иначе взглянуть на полимеризацию гомологичных органов и структур, которой в отечественной эволюционной морфологии отводится довольно скромное место. Умножение числа многих структур или их отдельных элементов можно представить как реализацию итеративного алгоритма, свойственного фрактальным системам. Однако, обратный процесс – дефрактализация (т.е. уменьшение размерности и числа итераций, упрощение тонкой структуры) – также достаточно распространен, особенно в группах, эволюционирующих в сторону миниатюризации, малоклеточности и эутелии, поскольку уменьшение размеров нередко приводит к значительному упрощению строения многих систем и органов.

Наконец, следует напомнить тесную связь фрактальности и хаотичности. Извечное стремление натуралистов видеть в живой природе гармонию нашло свое отражение и в эволюционной морфологии. Сталкиваясь с хаотичными паттернами, морфолог зачастую не может их описать корректным и исчерпывающим образом, не говоря уже об эволюционной интерпретации этих явлений. Приведем два примера. Макушечная скульптура раковины двустворок отряда Unionida достаточно сложна и разнообразна, представляя собой различные квазифрактальные паттерны. Эти паттерны в одних группах могут редуцироваться

и исчезать, а в других – подвергаться хаотическим перестройкам. Так, макушечная скульптура обитающих в реках Дальнего Востока моллюсков рода *Middendorffinaia* описана как состоящая из неупорядоченных валиков, разорванных на мелкие бугорки. Наши исследования показали, что у многих молодых экземпляров скульптура может сохранять предковое W-образное расположение валиков, но у взрослых особей этот паттерн практически не прослеживается, а элементы скульптуры теряют какую-либо упорядоченность в расположении (рис. 82).

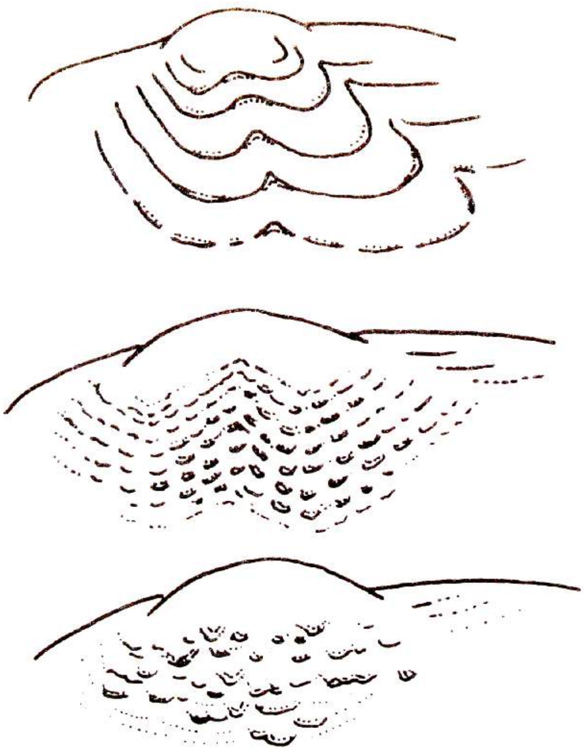


Рис. 82. Изменение скульптуры раковины в онтогенезе Middendorffinaia

Другой пример – переплетение мускулатуры в стенке влагалища хобота у немертин. У представителй одних групп продольные, спиральные и кольцевые миофибриллы переплетаются нерегулярным образом, иногда образуя слои, у других же переплетение более равномерно. Хотя степень неупорядоченности в переплетении миофибрилл является диагностическим признаком и показателем разной эволюционной продвинутости, морфологи, как правило, не разграничивают эти состояния. Можно привести множество подобных примеров, однако негласная парадигма гармоничности и упорядоченности строения живых организмов до сих пор столь сильно доминирует в биологии, что понятие хаоса нередко отождествляется с патологией и деградацией, поэтому сама идея развития элементов хаоса в процессе эволюционного усложнения какого-то органа или системы для многих морфологов выглядит нелепой.

Существенные отличия в соотношении упорядоченности и хаотичности морфологической организации, по-видимому, можно выявить, сравнивая животных с регулятивным и детерминированным (мозаичным) характером развития. Как известно, для вторичноротых животных типично регулятивное развитие, коррелирующее с

«избыточностью» клеточного материала, отбором на клеточном уровне в пределах организма (что существенно по крайней мере для иммунокомпетентных клеток и нейронов) и относительно высоким уровнем морфрогенетической гибели клеток (апоптоза). Эти черты наиболее выражены (и исследованы) у хордовых животных, особенно высших представителей этого типа.

Противоположная стратегия развития – жесткая детерминация числа и судьбы клеток – в наибольшей мере выражена и исследована у нематод. Фрактальные свойства у этих организмов на уровне организма и отдельных систем органов очень слабо проявляются по сравнению с животными регулятивного типа развития. Как уже упоминалось, ветвление нейронов и их отростков у нематод ограничено немногими последовательными шагами, и число нейронов в организме очень невелико (302 нейрона у *C. elegans*), что, несомненно, связано с эутелией и малоклеточностью организма. Число погибающих в ходе развития клеток также строго детерминировано и невелико – 131 клетка у *C. elegans*, причем подавление апоптоза не оказывается летальным для организма в целом, в отличие от ситуации, наблюдаемой у высших хордовых. С эутелией тесно связана инвариантность дробления и судьбы каждого бластомера, хотя в раннем развитии нематод найдена небольшая вариабельность локализации и контактов бластомеров и некоторых их производных. В ходе раннего развития *C. elegans* обнаружены и межклеточные взаимодействия, однако общая картина развития нематод отлична от наблюдаемой у животных с регулятивным развитием, характеризующимся вариабельностью и непредсказуемостью судьбы каждой отдельной клетки. Разумеется, на субклеточном уровне организация мембранного и цитоскелетного комплексов в самых общих чертах подобна субклеточной организации животных других таксонов. Вероятно, проявления хаотической фрактальной динамики можно выявить в физиологии нематод – по крайней мере механизм проведения нервного импульса не отличается фундаментальным образом от наблюдаемого у других многоклеточных животных.

Таким образом, соотношение морфофункциональной упорядоченности и хаотичности может быть различным у животных с регулятивным и детерминированным (мозаичным) характером развития и на разных уровнях их организации.

Топологический дизайн Metazoa

Биологи традиционно и повсеместно используют язык геометрии Эвклида для описания структур и динамики формообразования на субклеточном, клеточном, тканевом уровнях, в индивидуальном развитии организмов и в эволюционных перестройках. Однако для такого рода описаний применим и язык топологии, поскольку именно топология рассматривает наиболее общие пространственные свойства объектов. Необходимость применения топологического языка в биологии неоднократно декларировалась такими выдающимися математиками и биологами (D’Arcy Thompson, 1917; Needham, 1936; Waddington, 1940). Знаменитый математик, автор теории катастроф Рене Том неоднократно писал о необходимости топологического описания биологического морфогенеза (Thom, 1969, 1996). Том всегда подчеркивал дискретный характер биологического морфогенеза, качественная сторона которого не может быть сведена к количественным изменениям (Thom, 1969, 1996). Плодотворность топологического анализа и моделирования уже осознана; разработана методология, позволяющая описать топологические паттерны морфогенетических процессов на всех уровнях исследования живых организмов, поставлен

и решается вопрос о топологической обусловленности и топологических ограничениях биологического морфогенеза (Преснов, Исаева, 1985; Исаева, Преснов, 1990). Топологический подход к описанию биологических форм и морфогенетических процессов уже становится обычным (Chin-Sang, Chisholm, 2000; Jockusch, Dress, 2003).

Вслед за Томом мы применили топологические понятия для описания биологических форм в эволюции и онтогенезе (Преснов, Исаева, 1985; Presnov et al., 1988; Presnov & Isaeva, 1990; 1991; 1996; Исаева, Преснов, 1990; Чернышев и др., 2001) поскольку эволюционные и онтогенетические перестройки топологии организма представляют собой дискретные, качественные преобразования в биологическом морфогенезе.

Топология дает возможность анализировать взаимосвязь локальных и глобальных аспектов морфогенеза и выявить топологические ограничения биологического морфогенеза. Используя концепцию позиционной информации и морфогенетических полей (Wolpert, 1969, 1989) , можно установить биологичские механизмы связи локального и интегрального порядка этих полей (Presnov, Isaeva, 1990, 1991, 1996; Allaerts, 1999).

Топологические ограничения биологического морфогенеза наиболее ясно могут быть выявлены в модельных системах in vitro. Например, в культуре миогенных клеток наблюдается фазовый переход клеточной системы – от отдельных беспорядочно расположенных миобластов к формированию клеточных потоков, что обусловлено взаимодействиями клетка-клетка и клетка-субстрат, создающих локальный порядок расположения клеток. При слиянии миобластов в миосимпласты с формированием миотуб вдоль траекторий полей направлений клеток происходит стабилизация возникшего паттерна с отчетливой визуализацией топологических сингулярностей полей направлений (рис. 83).

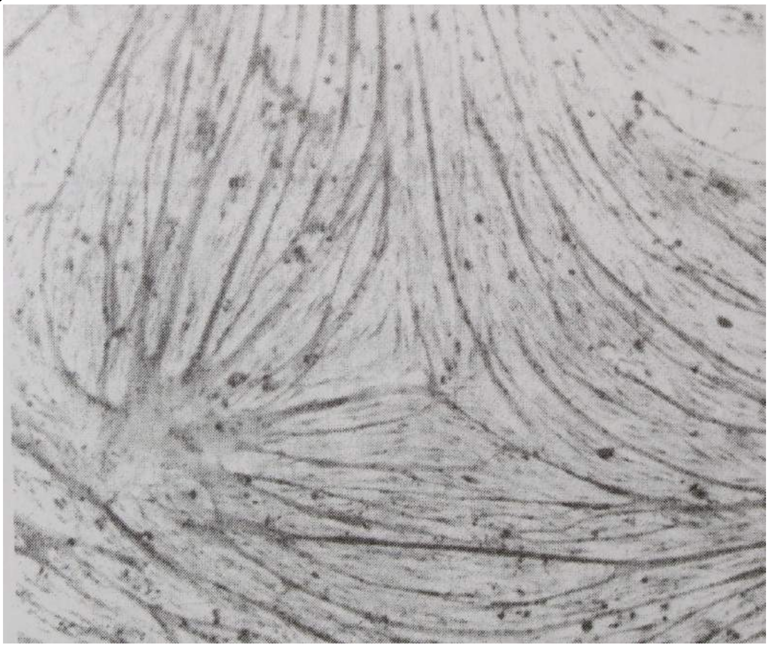


Рис. 83. Топологические сингулярности полей направлений в миогенной культуре (Исаева, 1994)

Путем контактной ориентации клетка-клетка и клетка-субстрат осуществляется трансляция локального, ближнего порядка клеточных взаимодействий в дальний, глобальный порядок клеточных полей. Ограниченное число топологических особенностей

полей направлений, возможных на плоскости, диктует и соответствующие ограничения планарного морфогенеза - в однослойной культуре (рис. 84).

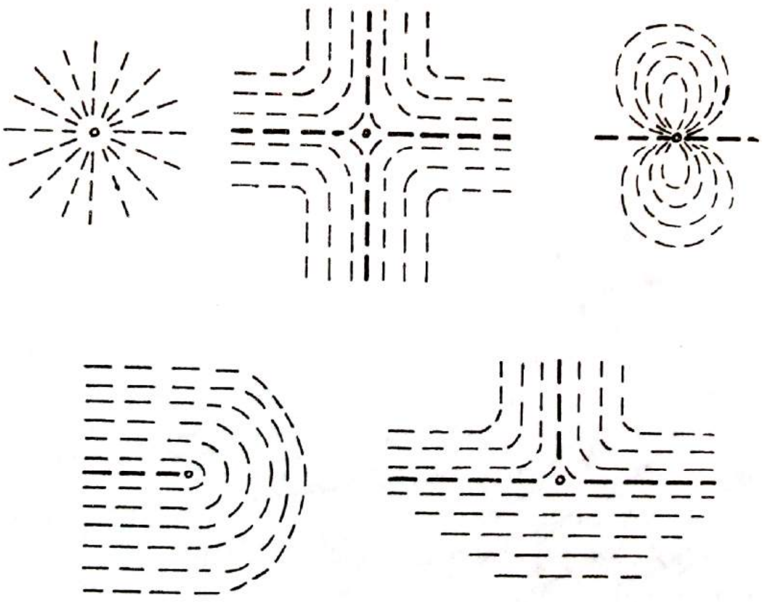


Рис. 84. Сингулярности полей направлений на плоскости

Поля направлений осей удлиненных клеток на субклеточном уровне детерминируются полями направлений структурных элементов цитоскелета, определяющих осевую ориентацию поляризованных клеток. Фибриллярные или тубулярные структуры цитоскелета (цитоматрикса) образованы удлиненными молекулярными комплексами, состоящими главным образом из полимеров актина, тубулина, белков промежуточных филаментов, обладающих жидкокристаллическими свойствами. Система топологических сингулярностей, или дефектов жидкокристаллической структуры – основа морфофункциональной организации цитоматрикса, выполняющего опорную, двигательную и интегрирующую клетку функции. К дефектам такого рода применимо высказывание Ларошфуко, приведенное в книге П. Де Жена о жидких кристаллах (1977, с. 145): «Есть недостатки, которые на деле блистают ярче, чем сами добродетели».

В свою очередь, сингулярности структуры цитоматрикса в определенной мере обусловлены самоорганизацией молекул в жидких кристаллах. Для примера рассмотрим самый простой случай так называемого нематического жидкого кристалла, упорядоченность которого определяется тенденцией удлиненных молекул выстраиваться параллельно друг другу (рис.). Преимущественное направление длинных осей молекул описывается единичным вектором; распределение таких отрезков создает поле направлений. В двумерном нематике, как и в однослойной клеточной культуре, возможно существование лишь ограниченного числа топологических сингулярностей (рис.).

В капле нематического жидкого кристалла влияние граничных условий и поверхностного натяжения на расположение молекул приводит к возникновению точечной трехмерной сингулярности (рис.), «ежа» (либо двух особенностей на поверхности).

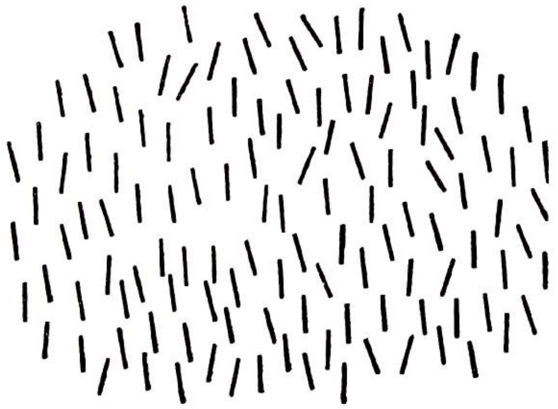


Рис. 85. Ориентация молекул нематического жидкого кристалла

Таким образом, в жидких кристаллах можно наблюдать как структурную самоорганизацию молекул, так и топологические ограничения морфогенеза в этой системе. Сходство точечной трехмерной сингулярности в капле нематика (рис. 86) с центром организации микротрубочек эукариотических клеток не случайно: структуры цитоскелета обладают свойствами жидких кристаллов. В итоге определенные топологические ограничения биологического морфогенеза неизбежны и неустранимы.

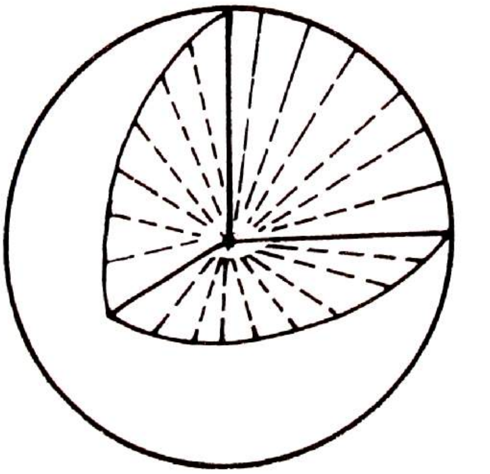


Рис. 86. Объемная точечная сингулярность в капле нематика

К настоящему времени топологический подход наиболее эффективно использован в молекулярной биологии для описания и анализа форм ДНК; топологический анализ структуры ДНК впервые был предпринят Ф. Криком (Crick, 1976) и с тех пор был существенно продвинут (см., например, Вологодский, 1988; Drabik et al., 1997).

Топология привлекалась также для анализа пространственной организации мембранных систем клетки и их динамики как на молекулярном, так и на субклеточном уровнях (Tashiro, 1983; Blobel, 1983; Исаева, Преснов, 1990; Gafvelin

et al., 1997; см. также Jockusch, Dress, 2003). Подавляющее большинство одноклеточных эукариот имеют нулевой род поверхности (см. ниже), не изменяющийся при усложнении клеточной организации. Исключение составляют саркодовые с анастомозирующими псевдоподиями и некоторые надклеточные системы простейших. В первом случае число сквозных отверстий (топологических ручек) не постоянно и может изменяться в короткий промежуток времени. В надклеточных системах – колониях, плазмодиях, клеточных ассоциациях – образование ручек не связано с конкретными клетками, а является следствием их объединения, поэтому данное исключение практически не нарушает общего для одноклеточных правила - «запрета» на изменения рода поверхности. Некоторые бактерии (*Microcyclus, Spirosoma*) имеют тороидальную форму, не свойственную одноклеточным эукариотам. В клетках же многоклеточных животных, как правило, сквозные каналы не возникают, хотя и здесь есть исключения - пороциты многих губок и эндотелиальные клетки высших хордовых.

Поле исследований топологии организма многоклеточных животных остается в мировой науке почти не занятым. Чтобы перевести анатомические описания на язык топологии, поверхность организма моделируется как непрерывная замкнутая поверхность, а морфогенез Metazoa – как топологические перестройки эпителиальной поверхности (Maresin, Presnov, 1985; Преснов, Исаева, 1985; Presnov, Isaeva, 1990, 1991, 1996; Jockush, Dress, 2003). Эпителиальные покровы организма характеризуются морфологической непрерывностью, замкнутостью и апикально-базальной полярностью. Появление эпителиальной ткани было одной из значительных эволюционных инноваций. При этом возникли специализированные апикальные комплексы межклеточных контактов, а внеклеточное вещество специализировалось как базальный матрикс (см. Rieger, Ladurner, 2001). Пренебрегая толщиной эпителия, мы рассматриваем эпителиальные поверхности как гладкие, замкнутые, ориентируемые поверхности сферической или тороидальной формы. Топология неориентируемых поверхностей ленты Мебиуса и бутылки Клейна невозможна («запрещена») как для биологических мембран, так и для эпителиальных слоев (Исаева, Преснов, 1990; Jockush, Dress, 2003). Связность эпителиального слоя обеспечивается специализированными межклеточными контактами, интегрирующими клетки и их цитоскелет в единую морфофункциональную систему (см. Исаева, 1994). Такой топологический подход дает возможность рассматривать топологические перестройки организма как целого.

Для топологического описания не существенны ни геометрическая форма (линейные и угловые размеры, кривизна линий и поверхностей), ни частные морфологические детали организации объекта; принимаются во внимание лишь топологически инвариантные характеристики. При описании внешней формы организмов, их тканевых и органных систем такой топологической характеристикой, определяемой корректно и однозначно, может служить род поверхности (p), который визуализируется посредством простейших канонических поверхностей – шара, тора и различных “кренделей” (рис. 87).

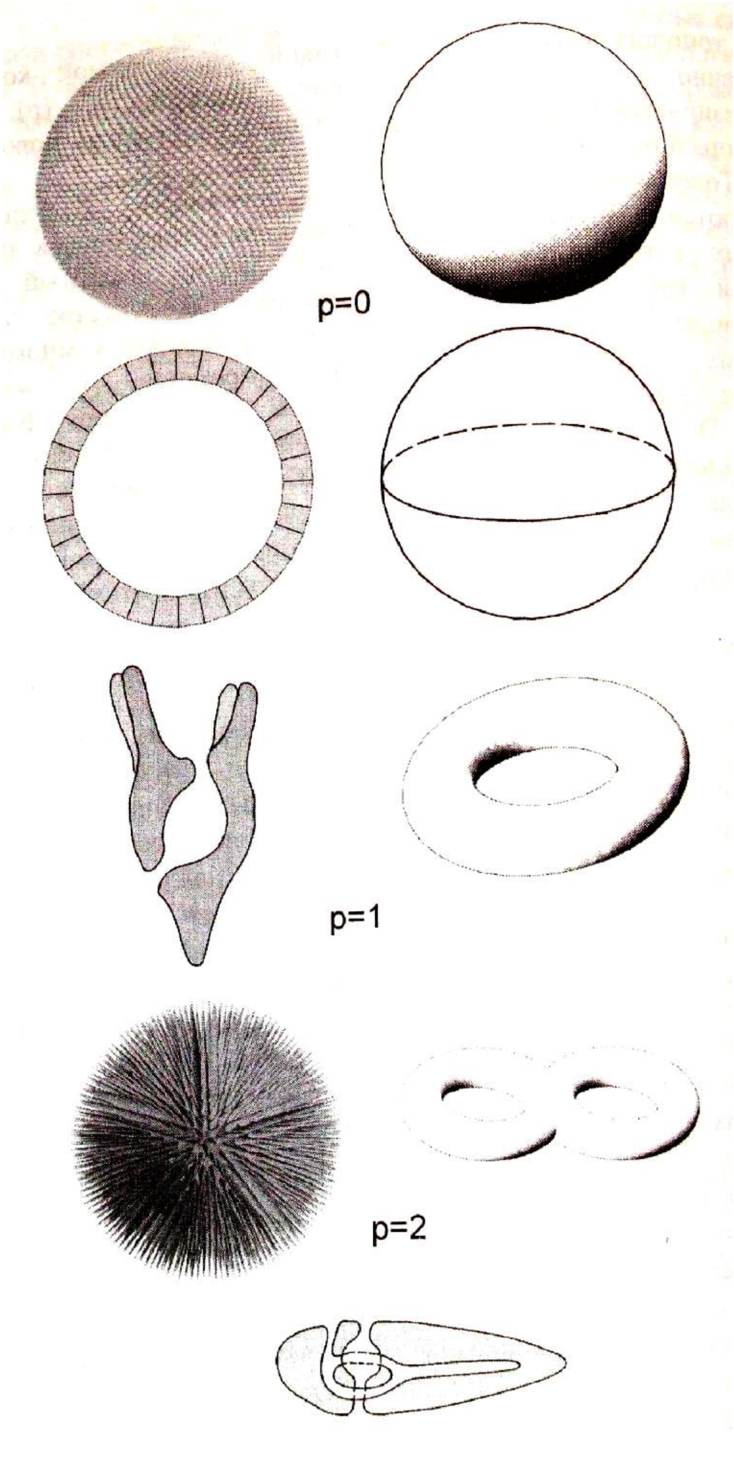


Рис. 87. Перестройки рода поверхности в онтогенезе морского ежа

Топологические ручки в биологических объектах обычно реализуются в виде каналов (например, пищеварительная трубка) или сквозных отверстий: мы принимаем любой покрытый эпителием сквозной канал или сквозное отверстие в качестве эквивалента топологической ручки. Топологические перестройки у многоклеточных животных

осуществляются как «разрезания» и «склеивание» эпителиальных слоев (Преснов, Исаева, 1985, Presnov, Isaeva, 1996; Jockush, Dress, 2003), которые можно представить как as «саморанение» и «самозаживление» (Jockush, Dress, 2003). Топологические перестройки происходят локально, вовлекая дезинтеграцию клеточного пласта, миграцию клеток, вероятно, апоптоз с последующей адгезией, интеграцией клеток и кооперацией цитоскелета, что приводит к формированию вновь формируемого клеточного пласта (см. Kolega, 1986; Исаева, Преснов, 1990); однако локальные топологические перестройки ведут к глобальной тпологической перестройке биологической формы.

Поскольку при используемом подходе внешняя форма биологических объектов моделируется гладкими замкнутыми поверхностями, морфогенез многоклеточных животных может быть представлен как последовательность топологических перестроек их эпителизованных поверхностей. При этом к анализу пространственной организации эпителиальных слоев применяется теорема элементарной топологии, согласно которой любая замкнутая ориентируемая поверхность в трехмерном пространстве гомеоморфна (т.е. топологически эквивалентна) сфере с определенным числом (p) ручек (см. Милнор, Уоллес, 1972; Матвеев, Фоменко, 1991). Сфера с числом (p) ручек дает класс гомеоморфных поверхностей рода p. Если не происходит топологических перестроек (разрезаний и склеек) эпителиальных слоев, род поверхности пре(p) дставляет собой топологический инвариант, и любые геометрические деформации (кривизны поверхности, линейных и угловых размеров) не существенны. Замкнутые поверхности рода $p = 0$ (сфера), $p = 1$ (тор, «бублик»), $p = 2$ (двойной тор, «крендель») и т.д. дают топологическую классификацию. Любой покрытый эпителием сквозной канал или сквозное отверстие биологического объекта рассматривается в качестве эквивалента топологической ручки; преобразуемые друг в друга без топологических перестроек (разрезания и склейки) объекты топологически эквиваленты.

В ходе эмбрионального развития, как и в эволюции, поверхность организма (его эпителиальная «оболочка») претерпевает последовательные топологические перестройки, изменяющие род поверхности. Поверхность яйца и зиготы, поверхность бластулы и ранней гаструлы (рис. 87) – поверхности рода 0, тогда как поверхность эмбриона или личинки после завершения гаструляции – поверхность рода 1, тор. У морского ежа, как и других представителей иглокожих, помимо пищеварительной трубки, развивается второй сквозной канал – амбулакральная система. Пространственная организация амбулакральной системы, сообщающейся с внешней средой посредством канала, топологически эквивалентна сквозному каналу; этот гомеоморизм пояснен схемой (рис. 88). Таким образом, топологический дизайн морского ежа представлен двойным тором. ($p = 2$).

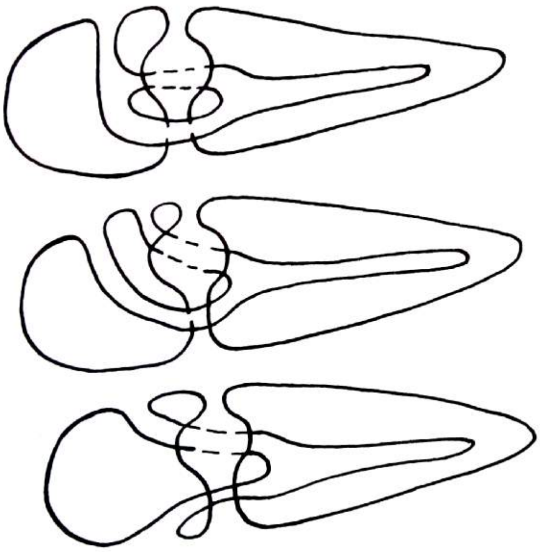


Рис. 88. Схема, поясняющая топологическую эквивалентность амбулакральной системы иглокожих сквозному каналу (Преснов, Исаева, 1985)

Следовательно, в ходе развития происходит изменение рода поверхности, или так называемая сферическая перестройка. Первая топологическая перестройка в ходе развития – переход от слепо заканчивающегося архентерона к сквозной кишечной трубке, который реализуется в ходе гаструляции путем появления дополнительного отверстия помимо бластопора, или первичного рта. Последний становится дефинитивным ротовым отверстием у первичноротых, Protostomia или же анальным отверстием у вторичноротых, Deuterostomia.

Топологические перестройки, изменяющие связность зародышевых листков и приводящие к обособлению дополнительных замкнутых сферических поверхностей от предсуществовавших, осуществляются, например, при энтероцельном формировании мезодермы у Deuterostomia, нейруляции и образовании глаза у Chordata (Maresin, Presnov, 1985; Преснов, Исаева, 1985; Presnov et al., 1988). Поэтому пространственная организация представителей эволюционно продвинутых животных может быть представлена топологически как наружная эпителиальная оболочка определенного рода p, заключающая в себе некоторое число внутренних замкнутых эпителиальных поверхностей, вложенных внутрь этой оболочки.

Анализ топологических перестроек непрерывной замкнутой эпителиальной «оболочки», покрывающей наружную поверхность организма и сформированной как эктодермой, так и энтодермой, применим и к рассмотрению эволюционных преобразований топологического дизайна многоклеточных животных. При этом важны топологические перестройки, изменяющие род поверхности, поскольку перестройки связности не изменяют топологию наружной поверхности.

Губки характеризуются чрезвычайной изменчивостью формы, отсутствием четкой индивидуальности и неясными осевыми отношениями, что делает их весьма “неудобными” объектами для сравнительно-морфологических исследований. В то же время эти обстоятельства несущественны для топологического анализа, поэтому при рассмотрении общего плана строения губок именно топологические паттерны могут иметь

первостепенное значение. Особенностьтопологической организации губок заключаются в том, что род поверхности p , во-первых, характеризуется очень большим числом, не поддающимся точному исчислению у большинства видов (здесь и далее подобные значения рода поверхности мы будем обозначать как N), во-вторых, в значительных пределах и случайным образом изменяется в процессе онтогенеза.

Неопределенность и нестабильность числа гомотипных частей, безусловно, является архаичным состоянием, но весь парадокс заключается в том, что у губок в процессе эволюции не происходит стабилизации рода поверхности – наоборот, число рода поверхности $N \to \infty$. Начиная с Геккеля, принята схема эволюционного усложнения ирригационной системы губок от аскона к сикону, а затем – к лейкону. У примитивных асконоидных губок число рода поверхности вполне определимо (хотя и нестабильно), и в случае простой одноoскулюмной формы равняется числу пор (рис. .89, А).

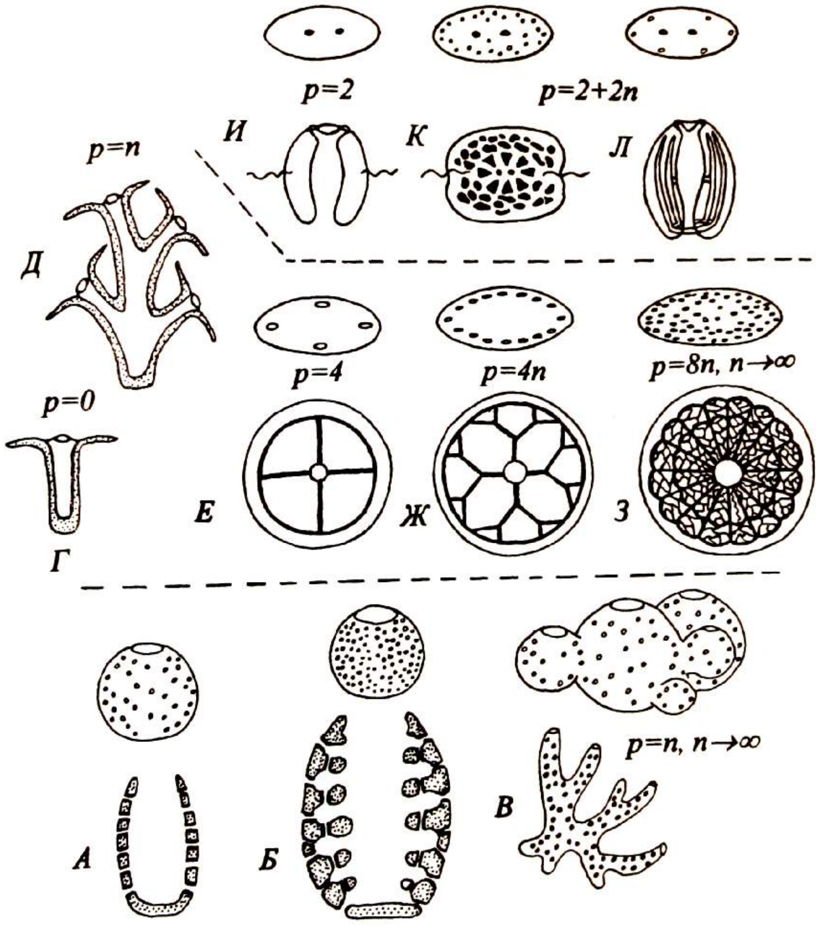


Рис. 89. Эволюционные изменения рода поверхности у губок (А-В), книдарий (Г-З) и гребневиков (И-Л); вверху изображены простые поверхности соответствующего рода (р).

Увеличение размеров такого животного не может происходить беспредельно без соответствующих изменений его организации, так как это привело бы к увеличению спонгиоцеля и уменьшению гидрокинетической мощности. Поэтому после достижения «критических» размеров асконоидной губки ее топологическая организация начинает

изменяться различными способами, которые отражают основные пути эволюции класса Calcarea (Колтун, 1983). В простейших случаях появляется новый оскулюм или происходит продольное разделение индивида на два. Другой путь представляет собой усложнение топологии спонгиоцеля за счет незавершенного бесполого размножения: незавершенное почкование с последующим ветвлением и частичным срастанием выростов (рис. .89,.В) или многократное разделение спонгиоцеля с формированием решетчатого тела из разветвленных трубок и одного общего оскулюма. Более распространенным оказался путь перехода от аскона к сикону, а затем к лейкону. При этом формируется сложная и неупорядоченная система приводящих и отводящих каналов, что значительно увеличивает род поверхности (рис. .89, Б). По своей сути эти усложнения имеют квазифрактальный характер, поскольку отдельные жгутиковые камеры повторяют организацию асконоидной формы. В классе Demospongia распространен уже только лейконоидный тип организации, который в дальнейшем усложняется за счет появления субдермальных полостей. Морфофункциональная организация одиночной лейконоидной губки также претерпевает перестройки, но поскольку ирригационная система достигла предела усложнения, дальнейшие топологические преобразования происходят главным образом за счет децентрализующих процессов – почкования, разделения спонгиоцеля и оскулюма. Значительно реже происходит интеграция нескольких отдельных губок в единое целое, значение рода поверхности которого представляет собой, согласно топологической терминологии, связанную сумму нескольких поверхностей. Среди многоклеточных животных губки – единственная группа, где изменения рода поверхности могут происходить таким способом. Род поверхности у губок напрямую связан с их размерами, поэтому возможны и некоторые упрощения топологической организации вследствии миниатюризации, хотя при этом Demospongia сохраняют лейконоидную ирригационную систему. Преобразования топологии стеклянных губок базируются на совершенно ином уровне тканевой организации – синцитиальном. Сложно устроенный трабекулярный синцитий хиалоспонгий принципиально отличается от ирригационных систем других губок, однако именно синцитиальная организация позволила стеклянным губкам увеличивать размеры тела и род поверхности, сохраняя при этом индивидуальность.

Итак, онтогенетические и эволюционные преобразования губок – прежде всего усложнение рода поверхности, численное значение которого $p \to \infty$. Пути топологических преобразований могут быть различными, но тот факт, что у губок род поверхности исходно отличен от нуля и его численное значение достаточно велико, несомненно, связан с фильтрующим способом питания. При переходе к иному способу питания сложнейшая топологическая организация губки может полностью исчезнуть. Пример тому – недавно открытая плотоядная кремнероговая губка *Asbestopluma* sp., лишенная ирригационной системы (Vacelet, Boury-Esnault, 1995). Неопределенное увеличение рода поверхности и отсутствие каких-либо стабильных топологических паттернов, в свою очередь, являются следствием исключительно низкой организации и индивидуальности губок.

Перестройки топологических паттернов книдарий и гребневиков связаны прежде всего с гастро-васкулярной системой. Исходно радиально симметричные животные обладали нулевым родом поверхности. У большинства одиночных полипов род поверхности так и не претерпел каких-либо изменений и $p = 0$ (рис. 89, Г). Лишь иногда могут появляться особые поры (циклиды), отверстия в септах, аборальная пора, система разветвленных гастродермальных каналов. Усложнение рода поверхности у колониальных

полипов представляет особый феномен, к рассмотрению которого можно подходить с разных позиций. Если принять точку зрения Марфенина (1993), согласно которой колонию книдарий следует рассматривать как интегральное целое, «многоротый организм», развивающийся путем бластогенеза, топологические усложнения в ней будут соответствовать формированию нескольких ротовых отверстий у некоторых медуз и планарий.

Среди медуз топологические трансформации имеют большее распространение. Мощное развитие мезоглеи и появление обширных периферических зон, значительно удаленных от ротового отверстия, обусловили формирование системы гастроваскулярных каналов, соединение которых друг с другом и привело к увеличению рода поверхности. Какую бы филогенетическую схему книдарий мы не выберем, следует признать независимое усложнение топологической организации у гидромедуз и сцифомедуз и ее тесную связь с радиальной симметрией. Последнее обстоятельство позволяет утверждать, что при переходе $p = 0 \rightarrow p = \mathrm{n}$ численное значение рода поверхности изначально не могло быть меньшим четырех. У гидромедуз топологические преобразования, несомненно, начались с момента формирования кольцевого канала и род поверхности у них обычно равен числу радиальных каналов, которых чаще всего четыре (рис. 89, Е), реже 6, 8, 10, 12, 30 и более (т.е. $p = 4\mathrm{n}$, реже $p = 6\mathrm{n}$). У некоторых гидромедуз род поверхности усложняется за счет ветвления радиальных каналов (рис. 89, Ж), и такое состояние интересно прежде всего тем, что значение p может незначительно варьировать не только у разных особей, но и в разных антимерах, что свидетельствует о некотором «выходе» топологического паттерна из-под абсолютного влияния радиальной симметрии. Отметим появление у некоторых гидромедуз нескольких ротовых отверстий (например, у *Gastroblasta*) или экскреторных пор на радиальных каналах (у *Aequorea*), что также увеличивает род поверхности. Эволюционные преобразования гастроваскулярной системы сцифомедуз привели к более значительному увеличению рода поверхности, поскольку у них формируется усложненная система разветвленных и анастомозирующих каналов. В ходе онтогенеза сцифомедуз число ветвей радиальных каналов растет, между ними могут появляться анастомозы (Uchida, 1926), в результате чего род поверхности увеличивается и становится исключительно вариабельным. Так, у молодых *Aurelia aurita* и *A. limbata* диаметром менее 10 мм p=32, , в то время как у особей диаметром более 80 мм p варьирует от 150 до 220 (*A. aurita)* и от 500 до 1400 (*A. limbata*). При этом происходит неизбежное нарушение радиальной симметрии, поскольку радиальные каналы в разных антимерах начинают различаться по числу анастомозов и точек ветвления (Чернышев, Исаева, 2002). У аурелий основная масса топологических усложнений возникает на периферии зонтика. Крайнее усложнение, «нагромождение» топологических структур наблюдается у корнеротых медуз (рис. 89, З), у которых на фоне густой сети анастомозирующих каналов (численное значение рода поверхности может превышать 2000) происходит зарастание рта и появляются многочисленные вторичные ротовые поры. Фактически род поверхности большинства сцифомедуз можно выразить как p=4N.

Топологическая организация гребневиков тесно связана с их бирадиальной симметрией. У всех представителей аборальный канал гастроваскулярной системы открывается наружу двумя порами (рис. 89, И), и это можно рассматривать как первую эволюционно закрепившуюся “попытку” формирования сквозного пищеварительного тракта. У ползающих гребневиков каналы гастральные каналы образуют множественные анастомозы, и значение числа рода поверхности может достигать 200 и более (рис. 89, К).

У плавающих гребневиков множественные анастомозы между ветвями гастральных каналов встречаются редко (например, у некоторых *Beroe*). Здесь преобладает формирование так называемой перистомальной системы регулярным образом соединяющихся между собой каналов (Осповат, 1985), и род поверхности равен 2n, где n варьирует в узких пределах от 0 (отсутствие анастомозов) до 5 (рис. 89, Л). Суммарный род поверхности гребневиков может быть отображен как *p*=2+2n +(N), где N – число анастомозов между ветвями меридиональных каналов (равно 0 или имеет большое значение).

Итак, среди одиночных Radiata индивидуальные топологические преобразования исразвитием топологически усложненных форм наблюдаются главным образом у пелагических стадий и форм за счет систем, распределяющих в организме поток воды, служащий источником питания и кислорода и стоком экскретов. Начальные этапы формирования топологических паттернов происходят в полном соответствии с радиальной организацией, но по мере увеличения рода поверхности в организации гастроваскулярной системы усиливаются элементы диссимметрии вследствие морфологической нерегулярности и вариабельности квазифрактальной структуры радиальных каналов. Все это приводит к возрастанию значения рода поверхности до неопределенно высоких значений, формированию топологически усложненных квазифрактальных систем и возникновению элементов топологического хаоса. Относительно устойчивые топологические паттерны появляются лишь у гребневиков и некоторых гидромедуз.

Не вызывает сомнения, что исходно у низших Bilateria (Triploblastica) род поверхности *p* = 0 (рис. 90, А). Первое важное топологическое преобразование в эволюции Bilateria – появление сквозной кишечной трубки вместо слепой кишки (рис. 90, Б, З), что обеспечивает прогрессивную дифференциацию отделов пищеварительной системы.

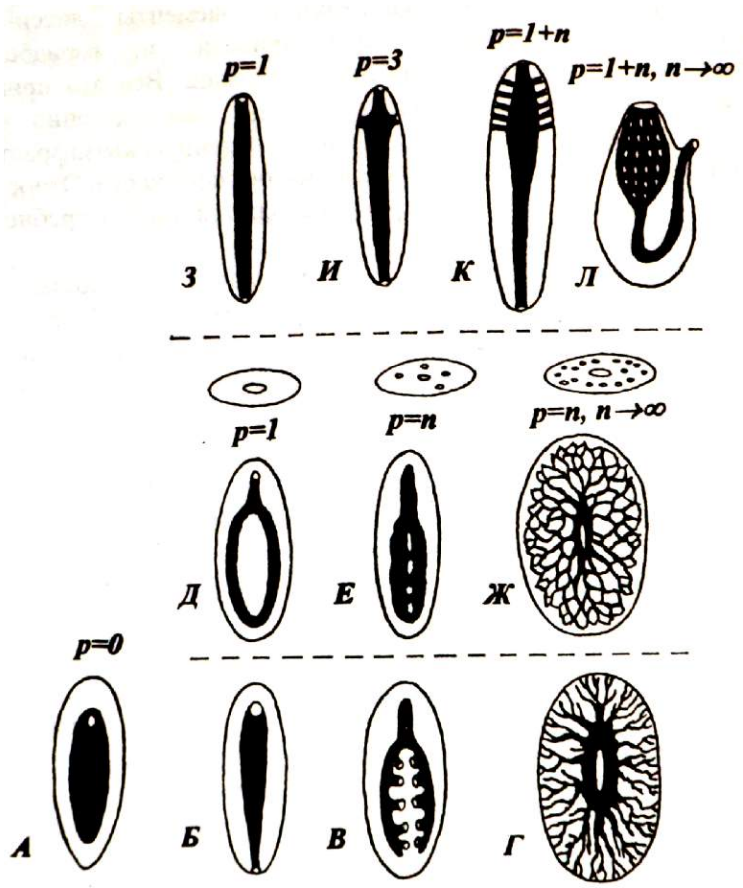


Рис. 90. Эволюционные изменение топологической организации Bilateria: А-Ж – плоские черви; И-Л - полухордовые и низшие хордовые

В ряду замкнутых поверхностей топологический тип тора – формы со сквозным кишечником – оказался устойчивой топологической структурой. Ранее нами было показано, что математической причиной гаструляции и образования сквозного кишечника в онтогенезе может являться топологическая неизбежность неоднородности морфогенетического поля предгаструляционного зародыша (Преснов, Исаева, 1991; Presnov, Isaeva, 1996). Вероятно, те же причины могли привести к формированию сквозного кишечника и в филогенезе. Однако у низших билатеральных животных происходили и другие топологические преобразования пищеварительного тракта, которые, однако, по неясным причинам не получили широкого распространения. Большинство подобных «нетипичных» топологических паттернов можно наблюдать у плоских червей, что вполне укладывается в представление об исходном морфологическом разнообразии этой группы (Мамкаев, 1991). В пределах типа Plathelmintes намечаются три варианта топологических преобразований пищеварительной системы. Первый, наиболее редкий, обусловлен появлением дополнительных ротовых отверстий и глоток (от 2 до 100 у различных Triclada: рис. 90, В) и среди других Bilateria не встречается. Второй вариант – образование единичных (у Triclada и Monogenea) или множественных (у Polyclada) анастомозов между кишечными ветвями (рис. 90, Е, Ж)-аналогичен широко распространенным процессам анастомозирования в гастроваскулярной системе у

книдарий и гребневиков. И в том, и в другом случае формируется распластанный в одной плоскости трехмерный топологический паттерн, который имеет определенное или неопределенно большое значение рода поверхности. У других Bilateria анастомозы в пищеварительной системе встречаются крайне редко (например, у некоторых пиявок). Интересно отметить, что у пресноводных планарий, не имеющих в норме анастомозов, ветви кишечника начинают анастомозировать после механических повреждений (Исаева, неопубликованные данные*)*. Наиболее перспективным в эволюционном плане оказалось образование анальных пор, которые появлялись в разных отрядах независимо. Число анальных пор у некоторых турбеллярий отряда Polyclada может быть очень большим и нестабильным (рис. 90, Г).

Однако в рамках билатеральной организации получает распространение простейший топологический паттерн пищеварительной системы – с одним ротовым и одним анальным отверстием (рис. 90, З). Сквозной кишечник обладает чрезвычайной консервативностью в топологическом аспекте и новые топологические паттерны Bilateria обычно возникают на базе других систем – целомической, дыхательной и половой. Тем не менее в отдельных группах могут встречаться топологические усложнения переднего отдела пищеварительного тракта. Так, у гастротрих из отряда Macrodasyida и некоторых пиявок имеется пара боковых каналов, соединяющих пищеварительную систему с окружающей средой т.е. значение рода поверхности $p = 3$ (рис. 90, И). Значительно более разнообразны сходные топологические паттерны у вторичноротых: в переднем отделе пищеварительной системы полухордовых и низших хордовых имеются парные жаберные щели, и род поверхности $p = 1+2n$ (у крыложаберных и большинства хордовых) или $p= 1+2N$ (у многих кишечнодышащих и асцидий) (рис. 90, К). У асцидий, ведущих прикрепленный фильтрующий образ жизни, род поверхности может быть неопределенно велик (до нескольких тысяч), а число щелей в глотке варьирует даже у разных особей одной колонии, т.е. наблюдаются элементы топологического хаоса (рис. 90, Л). Напротив, у активных хордовых происходит уменьшение и стабилизация числа жаберных щелей и, соответственно, рода поверхности. Так, у аппендикулярий имеется лишь одна пара глоточных отверстий, т.е. $p=3$ (рис. 90, И). Особенно значимую роль данный топологический паттерн сыграл в эволюции позвоночных, поскольку на его основе сформировался примитивный висцеральный скелет, состоящий из опорных элементов межжаберных перегородок.

Последующая эволюция приводит к возникновению сквозных каналов целомической и дыхательной систем. Топологическая эволюция наружной поверхности тела многоклеточных животных увеличивает поверхность раздела между организмом и его окружением, что дает лучшую утилизацию вещества и энергии из внешней среды, текущей сквозь организм животного и обеспечивает лучшую адаптацию организма к его окружению.

Разнообразные топологические паттерны, связанных с поступлением и выведением воды из организма, возникают у моллюсков: воронка головоногих, трубковидная мантия и раковина лопатоногих, сифоны брюхоногих и двустворчатых. У последних в процессе эволюции происходило не только срастание краев мантии с образованием сифонов и отверстия для ноги (общее их число обычно 2-3, реже 4), но и формирование пластинчатых жабр с многочисленными отверстиями. По сути, Bivalvia – это еще одна группа животных, у которых значение рода поверхности $p= 1+2N$, $N\to \infty$. Интересно, что у двустворок, как и у асцидий, это связано с переходом к пассивному образу жизни и

сопровождается формированием фильтрующей квазифрактальной системы. Однако не следует рассматривать дезинтеграционные процессы как неизбежный толчок к топологическим преобразованиям. В некоторых группах переход к пассивному образу жизни и редукция головного конца не сопровождались перестройками рода поверхности (например, камптозои, форониды и мшанки).

Анастомозирование эпителизованных каналов, формирующее усложненные топологические паттерны, не получили среди Bilateria большого распространения. Подобные топологические усложнения развиваются на базе тех систем, которые функционально тесно связаны с внешней средой и фактически распределяют ее в организме, увеличивая площадь поверхности раздела наружной среды и внутренней среды организма. К таким системам относятся полиева система сипункулид, амбулакральная система иглокожих, трахеи наземных членистоногих и дыхательная система птиц. Род поверхности иглокожих можно выразить как p= 1+n, где n - род поверхности амбулакральной системы (обычно равен 1, реже доходит до 5). Возможные эволюционные преобразования рода поверхности иглокожих достаточно сложны и рассмотрены в отдельной работе (Presnov, Isaeva, 1996). Данные об анастомозах в целомической системе сипункулид ограничиваются данными об их многочисленности и неупорядоченности.

Значительно больше сведений имеется о морфологии трахейной системы членистоногих. Общепризнано, что в процессе эволюции исходно обособленные и не ветвящиеся трахеи в разных группах членистоногих формируют сложную дыхательную систему с анастомозирующими трахеомерами. Появление анастомозов между трахеями происходило независимо у паукообразных и неполноусых и, безусловно, является общей закономерностью эволюции трахейной системы. В многочисленных работах по анатомии насекомых обычно изображают анастомозы между основными трахейными стволами, в расположении которых прослеживается отчетливая билатеральная симметрия и метамерная упорядоченность. В то же время практически ничего не известно о числе и расположении анастомозов мелких трахей и трахеол, но теоретически можно предполагать присутствие у членистоногих элементов топологического хаоса, который неизменно сопровождает развитие квазифрактальных анастомозирующих систем. Проведенные нами предварительные исследования трахейной системы личинок поденок позволяют утверждать, что в расположении анастомозов мелких трахей не наблюдается какой-либо билатеральной и метамерной упорядоченности. Проводя параллели между трахеями членистоногих и легкими позвоночных, приходится с удивлением констатировать, что у последних, несмотря на квазифрактальное устройство бронхов, анастомозирование не является такой же топологической неизбежностью и нашло распространение лишь у птиц. Так же, как и в трахейной системе насекомых, несомненно наличие элементов топологического хаоса в анастомозировании бронхиол и воздушных капилляров в легких птиц. Род поверхности для этих двух групп правильнее определить как p= 1+2N.

Увеличения рода поверхности имеют широкое распространение среди Metazoa. Этот вывод не является тривиальным, если принять во внимание не вполне объяснимый «запрет» на увеличение рода поверхности у протозой и растений. Предложенная первоначально общая схема эволюции рода поверхности многоклеточных (Преснов, Исаева, 1985; Presnov, Isaeva, 1996) в дальнейшем была существенно дополнена (Чернышев и др., 2001).

Итак, переход p=0 $\rightarrow$ p=n (или N) фактически сводится к трем основным вариантам: 1) значение N неопределенно велико (губки, некоторые турбеллярии и колониальные книдарии); 2) n кратно 2 или 4 и имеет конкретную величину, соответствующую типу исходной радиальной симметрии (двулучевой у гребневиков и, вероятно, четырехлучевой у книдарий); 3) n равно 1 (Bilateria). Поэтому можно установить следующую закономерность: чем ниже уровень организации, тем чаще при переходе p=0 $\rightarrow$ p=n число возникших ручек много больше единицы. Дальнейшие преобразования p=n $\rightarrow$ p=n´, направлены в сторону увеличения рода поверхности (n< n´), значительно реже происходит полная утрата ручек (n´=0 при редукции кольцевого канала у некоторых медуз, анального отверстия или даже кишечного тракта у некоторых Bilateria).

Усложненные топологические паттерны можно условно разделить на две группы – упорядоченные и неупорядоченные. Формы с упорядоченными топологическими паттернами имеют исчислимый и стабильный род поверхности. К таким формам относится большинство Bilateria, а также многие гидромедузы и гребневики. Формы с неупорядоченными топологическими паттернами имеют большой, нестабильный и часто трудноисчислимый род поверхности. Полностью неупорядоченные паттерны свойственны лишь губкам. У сцифомедуз, некоторых гребневиков, турбеллярий и асцидий на определенных этапах развития наблюдается более или менее отчетливая топологическая упорядоченность, которая в дальнейшем нарушается. Нарушения исходной топологической упорядоченности, несомненно, присущи дыхательным системам насекомых и птиц, хотя, как уже говорилось выше, о масштабах этих нарушений известно очень немного. Особо следует отметить, что топологическая неупорядоченность всегда развивается на основе фракталоподобных систем. В недавней обзорной работе о механизмах контроля ветвления трахеол дрозофилы и бронхиального древа млекопитающих (Metzger, Krasnov, 1999) рассматривается замечательный генетический алгоритм ветвления – включение и выключение гена (генов), контролирующих каждый последовательный шаг ветвления; однако в этой же работе констатируется отсутствие жесткого контроля ветвления и жесткого морфологического паттерна терминальных ветвей дыхательной системы. Из этого заключения логично вытекает вывод об отсутствии жесткого топологического паттерна в образовании анастомозов в терминальных отделах дыхательной системы насекомых и птиц (у млекопитающих в норме бронхи не образуют анастомозы). Мы предполагаем, что хаотическая динамика процессов морфогенеза, проявляющаяся у высших животных в хаотизации конечных этапов ветвления и анастомозирования квазифрактальных структур, еще более выражена у низших многоклеточных. Именно этим можно объяснить широкое распространение неупорядоченных топологических паттернов среди губок, книдарий, гребневиков и плоских червей.

Топологическая обусловленность увеличения рода поверхности у многоклеточных животных, возможно, заключается в неизбежности существование особенностей векторного поля на поверхности зародыша или многоклеточного сферического (с топологической точки зрения) организма (Преснов, Исаева, 1990, 1991). Эти особенности векторного поля на сфере – сингулярные точки – могут определять локализацию впячивания (инвагинации) поверхности организма. Во время встречи сопряженных точек происходит взаимное уничтожение топологического «заряда» (топологического индекса) и изменение топологии поверхности. Таким образом, изменение рода поверхности

является следствием неизбежной неоднородности векторного морфогенетического поля сферической поверхности организма.

Заключение

Биологические морфопроцессы детерминируются и регулируются совместным действием многих факторов. «Приписывать, как это обычно делается, каждое возможное взаимодействие определенному гену – значит лишь отодвигать проблему назад: поскольку фенотипическое выражение генов группы k будет регулироваться генами группы (k + 1), можно попасть в порочный круг: “Quis custodiet ipsos custodies?” [Кто будет охранять самих стражников?]» (Р. Том, 1970, с. 42). Наиболее адекватным подходом к исследованию биологичекого морфогенеза кажется синергетический – исследование нелинейной динамики самосогласованных процессов пространственно-временного структурирования; соотношений ближнего и дальнего порядков, локальных и глобальных аспектов, части и целого.

Биологический морфогенез можно рассматривать как процесс самоорганизации – процесс, в ходе которого глобальный паттерн системы порождается многочисленнымии локальными взаимодействиями элементов низших уровней, причем биологическая самоорганизация направляется и закрепляется естественным отбором (Parrish, Edelstein-Keshet, 1999; Camazine et al., 2001).

В биологическом морфогенезе проявлется и физическая оптимизация, минимизация энергетической «стоимости» морфофункциональной организации биологических структур, в частности фракталоподобных (Damiani, 1994). Вероятно, фракталоподобные формы, как и тороидные формы – наиболее функциональный дизайн биологических структур. Топологическая структура пространства биологического морфогенеза может способствовать объяснению основных эволюционных преобразований как «топологии возможного» (Stadler et al., 2001). Изучение топологической организации ДНК и ее биологических эффектов уже продемонстрировало мощь топологического метода и стало полем биохимической топологии (см. Crick, 1976; Wasserman et al., 1985; Wasserman & Cozzarelli, 1986). Подобным образом изучение фрактальных структур и топологического дизайна многоклеточных животных может стать морфологической топологией (или топологической морфологией). Более широкая область биологических исследований, включающая подходы нелинейной науки, может быть названа нелинейной биологией.

Так или иначе, для более ясного понимания биологических явлений необходим выход за рамки, очерченные подходом узкого специалиста, в практически безграничную область исследования природных структур и процессов, становящейся единым междисциплинарным полем приложения усилий представителей разных наук вслед за грандиозным научным прорывом, осуществленным Р. Томом, Г. Хакеном, И. Пригожиным, Б. Мандельбротом. В эту область привлекает и эстетика фракталов, диссипативных структур, игр хаоса – становящихся странными аттракторами для многих исследователей.

ЛИТЕРАТУРА

Арнольд В.И. Теория катастроф. М.: Наука. 2000. 128 с.

Астауров Б.Л. Наследственность и развитие. Избранные труды. С. 9-110. М., Наука. 1974.

Баблоянц А. Молекулы, динамика и жизнь. М.: Мир. 1990. 373 с.

Бак П., Чен К. Самоорганизовнная критичность // В мире науки. 1991. № 3. С. 16-24.

Бакай А.С., Сигов Ю.С. Многоликая турбулентность // Новое в синергетике. Загадки мира неравновесных структур. М.: Наука. 1996. С. 10-94.

Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука. 1964.

Белоусов Л.В. Биологический морфогенез. М.: Изд-во МГУ. 1987. 238 с.

Белоусов Л.В. Основы общей эмбриологии. М.: Изд-во МГУ. 1993. 303 с.

Белоусов Л.В. Целостность в биологии – общая декларация или основа для конструктивной программы? // Методология биологии: новые подходы. Синергетика, семиотика, коэволюция. М.: УРРС. 2001. С. 74-82.

Божокин С.В., Паршин Д.А. Фракталы и мультифракталы. Ижевск: Регулярная и хаотическая динамика. 2001. 128 с.

Бондаренко О.Б., Михайлова И.А.. Краткий определитель ископаемых беспозвоночных. М.: Недра. 1984. 537 с.

Брус Дж., Джиблин П. Кривые и особенности. М.: Мир. 1988. 263 с.

Вологодский А.В. Топология и физические свойства кольцевых ДНК. М.: Наука. 1998. 192 с.

Воронов Д.А. «Нобелевская премия за червей!». Вестник ДВО. 2003. № 3. С. 3-8.

Гапонов-Грехов А.В., Рабинович М.И. Проблемы современной нелинейной динамики // Вестник РАН. 1997. Т. 67. № 7. С. 608-614.

Гарднер М. Крестики-нолики.М.: Мир. 1988. С. 287-343.

Глейк Дж. Хаос. Создание новой науки. Санкт-Петербург: Амфора. 2001. 398 с

Голдбергер Э.Л., Ригни Д.Р., Уэст Б.Дж. Хаос и фракталы в физиологии человека // В мире науки. 1990. № 4. С. 25-32.

Грэм Р.Л., Спенсер Дж. Х. Теория Рамсея // В мире науки. 1990. № 9. С. 70-76.

Де Жен П. Физика жидких кристаллов. М.: Мир. 1977. 400 с.

Де Жен П. Идеи скейлинга в физике полимеров. М.: Мир.1982.

Деменок Л.Г., Каретин Ю.А., Исаева В.В.. Агрегация in vitro гемоцитов приморского гребешка Mizuhopecten yessoensis. // 1997. Биология моря. Т.23. № 5. с. 327-329.

Державин Д.К., Исаева В.В. Фрактальная самоорганизация агрегирующих in vitro клеток гемолимфы моллюска Mizuhopecten yessoensis // ДАН. 2000. Т. 373. № 2. С. 254-256.

Дьюдни А.К. О фрактальных горах, графтальных растениях и других графических чудесах фирмы Pixar // В мире науки. 1987. № 2. С. 104-109.

Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М. Наука. 1987. 216 с.

Исаева В.В. Клетки в морфогенезе. М.: Наука. 1994. 224 с.

Исаева В.В. Синергетика для биологов. Вводный курс. Владивосток. Изд-во ДВГУ. 2003. 87 с.

Исаева В.В., Преснов Е.В. Топологическое строение морфогенетических полей. М.: Наука. 1990. 256 с.

Исаева В.В., Пущина Е.В., Каретин Ю.А. Квазифрактальная организация нейронов головного мозга рыб // Биол. моря. 2004 (в печати).

Исаева В.В., Чернышев А.В., Шкуратов Д.Ю. Квазифрактальная организация гастроваскулярной системы медузы Aurelia aurita: порядок и хаос // ДАН. 2001 а. Т. 377, № 4. С. 553-555.
Исаева В.В., Чернышев А.В., Шкуратов Д.Ю. Фракталы и хаос в морфологии организма // Вестник ДВО РАН. 2001. № 2. С. 71-79.
Каретин Ю.А., Исаева В.В. Фрактальная организация культивируемых in vitro спикулогенных клеток и продуцируемых ими личиночных спикул морского ежа Strongylocentrotus nudus // Биол. моря. 2002. Т. 28. № 5. С. 379-382.
Кауфман С.А. Антихаос и приспособление // В мире науки. 1991. № 10. С. 58-65.
Князева Е.Н., Курдюмов С.П. Законы эволюции и самоорганизации сложных систем. М., Наука, 1994.236 с.
Колтун В.М. Развитие индивидуальности и становление индивида у губок // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. 1988. С. 24-34.
Кратчфилд Д.П., Фармер Д.Д., Паккард Н.Х., Шоу Р.С. Хаос // В мире науки. 1987. № 2. С. 16-28.
Кроновер Р.М. Фракталы и хаос в динамических системах. М.: Постмаркет. 2000. 350 с.
Кузнецов С.П. Динамический хаос (курс лекций). Саратов. 2000. 337 с.
Курдюмов С.П., Малинецкий Г.Г., Потапов А.Б. Нестационарные структуры, динамический хаос, клеточные автоматы // Новое в синергетике. Загадки мира неравновесных структур. М.: Наука. 1996. С. 95-164.
Малинецкий Г.Г. Хаос. Структуры. Вычислительный эксперимент:Введение в нелинейную динамику // М.: Наука. 1997. 254с.
Мамкаев Ю.В. О морфологических основах системы плоских червей // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР, С.-Петербург. 1991. Т. 241. С. 3-25.
Маресин В.М. Пространственная организация морфогенеза. М.: Наука. 1990. 168 с.
Марфенин Н.Н. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ. 1993. 239 с.
Матвеев С.В, Фоменко А.Т. Алгоритмические и компьютерные методы в трехмерной топологии. М.: Изд-во МГУ. 1991. 301 с.
Милнор Дж., Уоллес А. Дифференциальная топология. Начальный курс. М.: Мир. 1972. 278 с.
Милнор Дж. Голоморфная динамика. Ижевск: Регулярная и хаотическая динамика. 2000. 319 с.
Морозов А.Д. Введение в теорию фракталов. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского университета. 1999. 140 с.
Наумов Д.В. Сцифоидные медузы морей СССР. М., Ленинград: Изд-во АН СССР. 1961. 98 с.
Осповат М.Ф. О филогении и классификации гребневиков (Ctenophora) // Зоол. ж. 1985. Т. 64, № 7. С. 965-973.
Оттино Дж. Перемешивание жидкостей // В мире науки. 1989. № 3. С. 34-44.
Пайтген Х.-О., Рихтер П.Х. Красота фракталов. Образы комплексных динамических систем. Москва. Мир. 1993. 176 с.
Петрушевская М.Г. Радиолярии мирового океана. Ленинград: Наука. 1981. 405 с.
Погодин А.Г., Соколовский А.С., Яковлев Ю.М. Аномалии строения тела у медуз *Aurelia aurita* и *Gonionemus vertens* из залива Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 1997. Т. 12, № 1. С. 31-35.
Преснов Е.В., Исаева В.В. Перестройки топологии при морфогенезе. М.: Наука. 1985. 192 с.

Преснов Е.В., Исаева В.В. Топологические структуры морфогенеза // Интеллектуальные процессы и их моделирование. М.: Наука. 1991. 196-218.
Пригожин И. От существующего к возникающему. М.: Наука. 1985. 328 с.
Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса. М., Прогресс. 1986. 431 с.
Пригожин И. Конец определенности. Время, хаос и новые законы природы // Ижевск: Регулярная и хаотическая динамика. 1999. 215. с
Пущина Е. В., Вараксин А. А. Аргирофильные и нитроксидергические биполярные нейроны (клетки Люгаро) в мозжечке опистоцентра Pholidapus dibowskii // Ж. эволюц. биох. и физиол. 2001. Т. 37, № 5. С. 437-441.
Савельев С.В. Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных. Москва. ГЭОТАР-МЕД. 2001. 272 с.
Сепп Е.К. История развития нервной системы позвоночных. М.: Медгиз. 1959. 420 с.
Рабинович М.И., Езерский А.Б. Динамическая теория формообразования. М.: Янус-К. 1998. 192 с.
Рюэль Д. Случайность и хаос. Москва, Ижевск: Регулярная и хаотическая динамика. 2001. 192 с.
Сандер Л.М. Фрактальный рост // В мире науки. 1987. № 3. С. 62-69.
Свердлов Е.Д. ДНК в клетке: от молекулярной иконы к проблеме «что есть жизнь?». Вестник РАН. 2003. Т. 73. № 6. С. 497-505.
Смирнов Б.М. Физика фрактальных кластеров. М.: Наука. 1991. 136 с.
Стюарт И. Тайны катастрофы. М.: Мир. 1987. 79 с.
Том Р. Комментарии. Динамическая теория морфогенеза // На пути к теоретической биологии. I. Пролегомены / Ред. Астауров Б.Л. М.: Мир. 1970. С. 38-46, 145-156.
Уоддингтон К. Х. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. I. Пролегомены / Ред. Астауров Б.Л. М.: Мир. 1970. С. 11-37.
Уорвик Л. Наступление машин. Почему миром будет править новое поколение роботов // М.: Наука / Интерпериодика. 1999. 240 с.
Федер И. Фракталы. М., Мир. 1991. 262 с.
Фейгенбаум М. Универсальность в поведении нелинейных систем // УФН. 1983. Т. 141. № 2. С. 343-374.
Хайтун С.Д. Механика и необратимость. М.: Янус. 1996. 446 с.
Хакен Г. Синергетика. М.: Мир. 1980. 404 с.
Хорган Дж. Конец науки. Взгляд на ограниченность знания на закате Века Науки. Санкт-Петербург. Амфора / Эврика. 2001. 479 с.
Чернышев А.В., Исаева В.В., Преснов Е.В. Сравнительный анализ топологической организации Metazoa // Журнал общей биологии. 2001. 62(1): 49-56.
Шноль С.Э. О динамике новых истин в науке о жизни // Кибернетика живого: биология и информация / Ред. Пекелис В.Д. М.: Наука. 1984. С. 84-94.
Шредер М. Фракталы, хаос, степенные законы. Миниатюры из бесконечного рая. Москва, Ижевск: Регулярная и хаотическая динамика. 2001. 526 с.
Юргенс Х., Пайтген Х.-О., Заупе Д. Язык фракталов. // В мире науки.1990. [1]10. С. 36- 44.
Aon M.A., Cortassa S. On the fractal nature of cytoplasm. FEBS Letters. 1994. V. 344. N 1. P. 1-4.
Vacelet J., Boury-Esnault N. Carnivorous sponges // Nature (Gr. Brit.). 1995. V. 373, N 6512. P. 333-335.

Barinaga M. New clues to how neurons strengthen their connections // Science. 1999. V.284. N 5421. P. 1755-1757.
Barinaga M. Synapses call the shots // Science. 2000. V.290. N 5492. P. 735-738.
Ben-Jacob E. Bacterial wisdom // Physica A. 1998. Vol. 249. P. 553-577.
Berrill N.J. Growth, development, and pattern. San Francisco, London: Freeman and Co. 1961.
Blobel G. Control of intracellular protein traffic // Meth. Enzymol. 1983. V. 96. P. 663-682.
Browne E.T. Variation in Aurelia aurita // Biometrika. 1901. V. 1. P. 90-108.
Bunde A., Havlin S. (Eds.) Fractals and disordered systems. Springer: Berlin, Heidelberg, New York. 1996. 408 p.
Camazine S., Deneubourg J.L., Franks N.R., Sneyd J., Theraulaz G., Bonabeau E. Self-organization in Biological Systems. Princeton: Princeton University Press. 2001.
Caserta F., Stanley H.E., Eldred W.D et al. Physical mechanisms underlying neurite outgrowth; a quantitative analysis of neuronal shape // Phys. Rev. Lett. 1990. V. 64. P. 95-98.
Child, C.M. Patterns and Problems of Development. Chicago: University of Chicago Press. 1941.
Chin-Sang, I.D., Chisholm, A.D. (2000). Form of the worm: genetics of epidermal morphogenesis in C. elegans. Trends Genet. **16**, 544-551.
Collinss, A.G. & Valentine, J.W. (2001). Defining phyla: evolutionary pathways to metazoan body plan. Evol. Devel. **3**, 432-442.
Costa L.C., Manoel E.T.M., Faucereau F. et al. A shape analysis framework for neuromorphometry // Network: Comput. Neural Syst. 2002. V. 13. P. 283-310.
Crick F.H.C. Linking numbers and nucleosomes // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1976. Vol. 75, N 8. P. 2639-2643.
Crilly A.J., Earnshaw R.A., Jones H, Eds. Fractals and chaos. Springer Verlag: New York e a. 1991. 277 p.
Damiani, G. (1994). Evolutionary meaning, functions and morphogenesis of branching structures in biology. In: Fractals in Biology and Medicine (Nonnenmacher, T.F., Losa, G.A. & Weibel, E.R., eds.), pp. 104-115. Basel: Birkhäuser Verlag.
D'Arcy Thompson. On growth and form. Cambridge Univ. Press: Cambridge. 1942. 1116 p.
Dawson M.N, Jacobs D.K. Molecular evidence for cryptic species of Aurelia aurita (Cnidaria, Scyphozoa) // Biol. Bull. 2001. V. 200, N 1. P. 92-96.
Dawson M.N., Martin L.E. Geographical variation and ecological adaptation in *Aurelia* (Scyphozoa, Semaeostomidae): some implications from molecular phylogenetics // Hydrobiol. 2001. 259-273.
Dickson B.J. Molecular mechanisms of axon guidance // Science. 2002. V. 298. N 5600. P. 1959-1964.
Drabik C.E., Nicita C.A., Lutter L.C. Measurement of the linking number change in transcribing chromatin // J. Molec. Biol. 1997. Vol. 267. N 4. P 794-806.
Driesch, H. (1894). Analytische Theorie der Organischen Entwicklung. Leipzig:. Verlag von Engelman.
Fernandez E., Bolea J.A., Ortega G., Louis E. Are neurons multifractals? // J. Nerosci. Meth. 1999. V. 89. P. 151-157.
Gafvelin G., Sakaguchi M., Andersson H., Hejne G. Topological rules for membrane protein assembly in eukaryotic cells // J. Biol. Chemistry. 1997. Vol. 272. N 10. P. 6119- 6127.
Gershwin L. Clonal and population variation in jellyfish symmery // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1999. V. 79. P. 993-1000.

Gilbert, S.F. (1991). Developmental Biology. Sunderland, MA: Sinauer Assoc. Inc. Publ.
Gilbert S.F., Opitz J.M., Raff R.A. Resynthesizing evolutionary and developmental biology // Devel. Biol. 1996. Vol. 173. P. 357-372.
Goldberger A.L. Fractal variability versus pathological periodicity: complexity and stereotypy in disease // Perspect. Biol. Med. 1997. V. 40. N 4. P. 543-561.
Goldberger A.L., Rigney D.R., West B.J. Chaos and fractals in human physiology // Sci. American. 1990. V. 162. N 2. 43-49.
Goldenfeld, N. & Kadanoff, L.P. (1999) Simple lessons from complexity. Science **284**, 87-89.
Green D.M. Chaos, fractals and nonlinear dynamics in evolution and phylogeny // Trends Ecol. Evol. 1991. Vol. 6. N 10. P. 333-337.
Guidice G. Restitution of whole larvae from disaggregated cells of sea urchin embryo. Devel. Biol. 1962. V. 5. P. 402-411.
Gurwitsch, A.G. (1922). Über den Begriff des embryonalen Feldes. W. Roux' Arch. Entwicklungsmech. Organ. **52**, 383-415.
Häusser M., Spruston N., Stuart G.J. Diversity and dynamics of dendritic signaling // Science. 2000. V. 290. N 5492. P. 739-744.
Hinegardner R.T. Morphology and genetics of sea urchin development. Amer. Zool. 1975. V. 15. N 1. 679-689.
Iannaccone P., Khoha M. Fractal geometry in biological systems. CRC Press: Boca Raton. 1996. 360 p.
Ivanov P.Ch., Amaral L.A., Goldberger A.L., Havlin S., Rosenblum M.G., Struzik Z.R., Stanley H.E. Multifractality in human heartbeat dynamics // Nature. 1999. V. 399. N 6735. P. 461-465
Jelinek H.F., Fernandez E. Neurons and fractals: how reliable and useful are calculations of fractal dimensions? // J. Neurosci. Meth. 1998. V. 81. P.9-18.
Jelinek H.F., Spence I. Categorization of physiologically characterized non-α / non-β cat retinal ganglion cells using fractalgeometry // Fractals. 1997. V. 5. N 4. 673-684.
Jockush, H. & Dress, A. (2003). From sphere to torus: a topological view of the metazoan body plan. Bull. Math. Biol. **65**, 57-65.
Kakinuma Y., Takeda K., Migake H. Environmental influence on medusas' size of Aurelia aurita and age indicator // Zool. Sci. 1993. V. 10 (Suppl.). P. 163.
Kauffman S.A. The origins of order. Self-organization and selection in evolution. Oxford University Press: New York, Oxford. 1993. 709 p.
Kolega, J. (1986). The cellular basis of epithelial morphogenesis.In: Developmental Biology, Vol.2, (Browder, W., ed.), pp. 103-143. New York: Plenum Press.
Kniffki K.-D., Pawlak M., Vahle-Hinz C. Fractal dimensions and dendritic branching of neurons in the somatosensory thalamus // Fractal in biology and medicine / Eds Nonnenmacher T.F., Losa G.A., Weibel E.R. Basel e a.: Birkhäuser. 1994. 221-229.
Kirschner M., Gerhart J., Mitchison T. Molecular “vitalism” // Cell. 2000. Vol. 100. P. 79-88.
Kramp P.L. Medusae. The Godthaab expedition 1928 // Medd. Grønland. 1942. Bd. 81, N. 1. P. 1-168.
Lackie J.M. Cell movement and cell behavior. London e a.: Allen and Unwin. 1986.
Malevic-Savatic M., Malinow R., Svoboda K. Rapid dendritic morhogenesis in CA1 hippocampal dendrites induced by synaptic activity // Science. 1999. V. 283. P. 1923-1926.
Mandelbrot B.B. Form, chance and dimension. Freeman: San Francisco. 1977. 365 p.
Mandelbrot B.B. The fractal geometry of nature. Freeman: N.Y. 1983. 468 p.

Maresin V.M., Presnov E.V. Topological approach to embryogenesis // J. Theor. Biol. 1985. V. 114, N 3. P. 387-398.
Mayer A.G. Medusae of the world. Vol. 3. The Scyphomedusae. Washington: Carnegie Institution Publ. 1910. 735 p.
Meakin P. A new model for biological pattern formation // J. Theor. Biol. 1986. V. 118. N 1. P. 101-113.
Metzger R.J., Krasnow M.A. Genetic control of branching morphogenesis // Science. 1999. V. 284. N 5420. P. 1635-1639.
Milnor, J. (1963). Morse Theory. Prinston, NJ: Princeton University Press.
Mirollo R.E., Strogatz S.H. Synchronization of pulse-coupled biological oscillators // J. Appl. Math. 1990. Vol. 50. N 6. P. 1645-1662.
Morris B. Images. Illusion and reality. Australian Acad. Sci. Publ.: Canberra. 1986. 184 p.
Murray J.D. Use and abuse of fractal theory in neuroscience // J. Compar. Neurol. 1995. V. 361. N 3. P. 369-371.
Murray J.D. Mathematical biology. Springer Verlag: Berlin. 2003. 767 p.
Naeim F., Moatamed F., Sahimi M. Morphogenesis o the bone marrow: fractal structures and diffusion-limited growth // Blood. 1996. V. 87. N 12. P. 5027-5031.
Needham J. Order and life. Cambridge: University Press. 1936. 175 p.
Nonnenmacher .F., Losa G.A., Weibel E.R. Fractals in biology and medicine. Birkhäuser Verlag: Basel. 1994. 421 p.
Nuccitelli, R. (1984). The involvement of transcellular ion currents and electric fields in pattern formation. In: Pattern Formation. A Primer in Developmental Biology. (Malacinski, G.M. & Bryant, S.V., eds.), pp. 23-46. London e.a.: MacMillan.
Nüsslein-Volhard, C. (1991). Determination of the embryonic axes of Drosophila. Development Suppl. 1, 1-10.
Panico J., Sterling P. Retinal neurons and vessels are not fractal but space-filling // J. Compar. Neurol. 1995. V. 361. P. 479-490.
Parrish J.K., Edelstein-Keshet L. Complexity, pattern, and evolutionary trade-off in animal aggregation // Science. 1999. Vol. 284. N 5411. P. 99-101.
Peitgen H.-O., Jürgens H., Saupe D. Fractals for the classroom. Spriger-Verlag: Berlin. 1992. 450 p.
Presnov, E.V. & Isaeva, V.V. (1990). Positional information as symmetry of morphogenetic fields. Forma **5**, 59-61.
Presnov E.V., Isaeva V.V. Local and global aspects of biological morphogenesis // Specul. Science Technol. 1991. Vol. 14. N 1. P. 68-75.
Presnov E., Isaeva V. Topological classification: onto- and phylogenesis // Memor. Soc. Ital. Sci. Natur. 1996. Vol. 27. N 1. P. 89-94.
Presnov, E.V., Malyghin, S.N. & Isaeva, V.V. (1988). Topological and thermodynamic structures of morphogenesis. In: Thermodynamics and Pattern Formation in Biology (Lamprecht, I. & Zotin, A.I., eds.), pp. 337-370. Berlin, New York: Walter de Gruyter.
Puschina E.V., Varaksin A.A. Morphological organization of large Golgi neurons in the cerebellum of the opisthocentrid Pholidapus dybowskii. // Neuroscience and Behavioral Physiology 2002. Vol. 32, N 4. P. 341-345.
Rakic P., Bourgeous J.-P., Eckenhoff M.F. et al. Concurrent overproduction of synapse in diverse regions of the primate cerebral cortex // Science. 1986. V. 232. P. 232-235.
Schiff S.J., Jerger K., Duong D.H. et al. Controllong chaos in the brain // Nature. 1994. V. 370. P. 615-620.

Sheldrake A.R. A new science of life. The hypothesis of formative causation. Blond and Briggs: London. 229 p.

Smith T.G., Lange G.D. Fractal studies of neuronal and glial cellular morphology // Fractal geometry in biological systems. An analytical approach / Eds Iannaccone P.M., Khoha M. CRC Precc: Boca Raton, Florida. 1996. P.173-186.

Smith T.G., Neale E.A. A fractal analysis of morphological differentiation of spinal cord neurons in cell culture // Fractals in biology and medicine / Eds Nonnenmacher T.F., Losa G.A., Weibel E.R. Basel e a.: Birkhäuser. 1994. 210-220.

Smith T.G., Lange G.D., Marks W.B. Fractal methods and results in cellular biology – dimensions, lacunarity and multifractals // J. Neurosci. Meth. 1996. P. 123-136.

Southward A.J. Observations on the ciliary currents of the jelly-fish Aurelia aurita // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1955. V. 34. N 2. P. 201-216.

Spemann, H. (1938). Embryonic development and induction. New Haven: Yale University Press.

Spiegel M., Spiegel E. The reaggregation of dissociated embryonic sea urchin cells. Amer. Zool. 1975. V. 15, N 3. P. 583-606.

Spiegel E., Spiegel M. Cell-cell interactions during sea urchin morphogenesis. In: Developmental biology: A comprehensive synthesis. N.Y., L.: Plenum Press. 1986. Vol. 2. P. 195-240.

Stanley H.E. Learning concepts of fractals and probability by “doing science”// Physica D. 1989. V. 38. N 1-3. P. 330-340.

Stern P., Marx J. Beautiful, compelx, and diverse specialists // Science. 2000. V. 290. N 5492. P. 735.

Sulston J.E., Schierenberg E., White J.G., Thomson J.N. The embryonic cell lineage of the nematode Caenorhabditis elegans. Devel. Biol. 1983. V. 100. N 1. P. 64-119.

Tashiro Y. Subcellular compartments and protein topogenesis // Cell Struct. Funct. 1983. V. 8, N 2. P. 91-107.

Thiel M.E. Semaeostomae. Physiologie. // Bronns H.G. Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Band 2, Abt. 2, Buch 2. Scyphomedusae. Leipzig: Akad. Verlag. 1959. P. 869-1053.

Thom R. Topological models in biology // Topology. 1969. V. 8, N 3. P. 313-335.

Thom R. Qualitative and quantitative in Evolutionary Theory with some thoughts on Aristotelian Biology // Memor. Soc. Ital. Sci. Natur. 1996. Vol. 27. N 1. P. 115-117.

Tononi G., Edelman G.M. Consciousness and complexity // Science. 1998. Vol. 282. N 5395. P. 1846-1850.

Turcotte D.L., Pelletier J.D., Newman W.I. Networks with side branching in biology // J. Theor. Biol. 1998. V. 193. N 4. P. 577-592.

Uchida T. The anatomy and development of a rhizostome medusa, Mastigias papua L. Agassiz, with observations on the phylogeny of Rhizostomae // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. 1926. Ser. IV, Zool. V. 1. P. 45-92.

Uchida T., Nagao Z. The metamorphosis of the Scyphomedusa, *Aurelia limbata* (Brandt) // Annot. Zool. Japonensis. 1963, N 2. P. 83-91

Vacelet J., Boury-Esnault N. Carnivorous sponges // Nature (Gr. Brit.). 1995. V. 373, N 6512. P. 333-335.

Waliszewski P., Konarski J. Neuronal differentiation and synapse formation occur in space and time with fractal dimension // Synapse. 2002. V. 43. P. 252-258.

Waddington C. H. Organisers and genes. Cambridge: University Press. 1940. 162 p.

Wasserman, S.A. & Cozzarelli, N.R. (1986). Biochemical topology: application to DNA recombination and replication. Science. 232, 951-960.
Wasserman, S.A., Dungan, J.M. & Cozzarelli, N.R. (1985). Discovery of a predicted DNA knot substantiates a model for site-specific recombination. Science. 229, 171-174.
Weibel E.R. Fractal geometry - a design principle for living organisms // Amer. J. Physiol. 1991. V. 261. N 6. P. 361-369.

Weibel E.R. Design of biological organisms and fractal geometry // Fractal in biology and medicine / Eds Nonnenmacher T.F., Losa G.A., Weibel E.R. Basel e a.: Birkhäuser. 1994. 68-85.
West G.B., Brown J.H., Enquist B.J. The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organism // Science. 1999. V. 284. N 5420. P. 1677-1679.
White J.G., Southgate E., Thomson J.N., Brenner S. The structure of the nervous system of the nematode C. elegans. Philos. Trans. Royal Soc. London. 1985. V. 314B. P. 1-340.
Whitesides G.M., Grzybowski B. Self-assembly at all scales // Science. 2002. Vol. 295. N 5564. P. 2418-2421.
Wingate R.J.T., Fitzgibbon T., Thompson I.D. Lucifer yellow, retrograde tracers, and fractal analysis characterise adult ferret retinal ganglion cells // J. Compar. Neurol. 1992. V. 323. 449-474.
Wolpert L. Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation // J. Theor. Biol. 1969. Vol. 25. N 1. P. 1-17.
Wolpert, L. (1989). Positional information revisited. Development (Suppl.), 3-12.
Wullimann M.F. The central nervous system // The physiology of Fishes. Boca Raton, New-York: CRS Press. 1997. P. 245-282.

Drabik C.E., Nicita C.A., Lutter L.C. Measurement of the linking number change in transcribing chromatin // J. Molec. Biol. 1997. Vol. 267. N 4. P 794-806.

Gafvelin G., Sakaguchi M., Andersson H., Hejne G. Topological rules for membrane protein assembly in eukaryotic cells // J. Biol. Chemistry. 1997. Vol. 272. N 10. P. 6119- 6127.

Tashiro Y. Subcellular compartments and protein topogenesis // Cell Struct. and Funct.

Uchida T. The anatomy and development of a rhizostome medusa, *Mastigias papua* L. Agassiz, with observations on the phylogeny of Rhizostomae // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. 1926. Ser. IV, Zool. V. 1. P. 45-92.

Waddington C. H. Organisers and genes. Cambridge: University Press. 1940. 162
Goldenfeld N., Kadanoff L. Simple lessons from complexity. Science. 1999. Vol. 284. N 5411. P. 87-89.
Trinkaus J.P. Cells into organs. Englewood Cliffs: Prentice Hall. 1984.
Weiss P. Nervous system (neurogenesis). In: Analysis of development. Eds. Willier B.H., Weiss P., Hamburger V. Philadelphia, London. 1956. P. 346-401.
Weiss P. Cell contact. Intern. Rev. Cytol. 1958. V. 7. P. 391-423.

Weiss P. Dynamic of development: experiments and inferences. N.Y., L.: Acad. Press. 1968.

West G.B., Brown J.H., Enquist B.J. The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organism. Science. 1999. V. 284. N 5420. P. 1677-1679.

Whitesides G.M., Boncheva M. Supramolecular chemistry and self-assembly special feature: beyond molecules: self- assembly of mesoscopic and macroscopic components. Proc. Natl. Acad. Sc. USA. 2002. 99 (8):4769-74.

Whitesides G.M., Grzybovsky B. Self-assembly at all scales. Science. 2002. V. 295. N 5564. P. 2418-2421.

Wilson H. W. On some phenonema of coalescence and regeneration in sponges. J. Exp. Zool. 1907 V. 5, n 2 p. 250-252

Witten T.A., Sander L.M. Diffusion-limited aggregation, a kinetic critical phenomenon. Phys. Rev. Letters. 1981. V. 47. N 19. P. 1400-1403.

Деменок Л.Г., Каретин Ю.А., Исаева В.В. Агрегация in vitro гемоцитов приморского гребешка Mizuhopecten yessoensis//Биология моря. 1997. Т. 23, № 5, с. 327-329.

Крестьева И.Б., Цыганов М.А., Асланиди Г.В.,Медвинский А.Б., Иваницкий Г.Р. Фрактальная самоорганизация в популяциях бактерий Escherichia coli: экспериментальное исследование//ДАН. 1996. Т. 351, № 3, с. 406-409.

Сандер Л.М. Фрактальный рост// В мире науки. 1987, № 3, с. 62-69.

Цыганов М.А., Крестьева И.Б., Лысоченко И.В., Медвинский А.Б., Иваницкий Г.Р. Фрактальная самоорганизация в популяциях бактерий Escherichia coli: компьютерное моделирование// ДАН. 1996. Т. 351, № 4, с. 561-564.

Davies P.S., Partridge T. Limpet haemocytes. I. Studies on aggregation and spike formation// J. Cell Sci. 1972, V. 11, N 3, p. 757-770.

Jones J.E., Gillett R., Partridge T. Rapid modification of the morphology of cell contact sites during the aggregation of limpet haemocytes// J. Cell. Sci. 1976. V. 22, N 1, p. 21-33.

Meakin P. A new model for biological pattern formation // J. Theor. Biol. 1986. V. 118, N 1, p. 101-113.

Kawasaki K., Mochizuki A., Matsushita M., Umeda T., Shigesada N. Modelling spatio-temporal patterns generated by Bacillus subtilis// J. Theor. Biol. 1997. V. 188, N 2, p. 177-185.